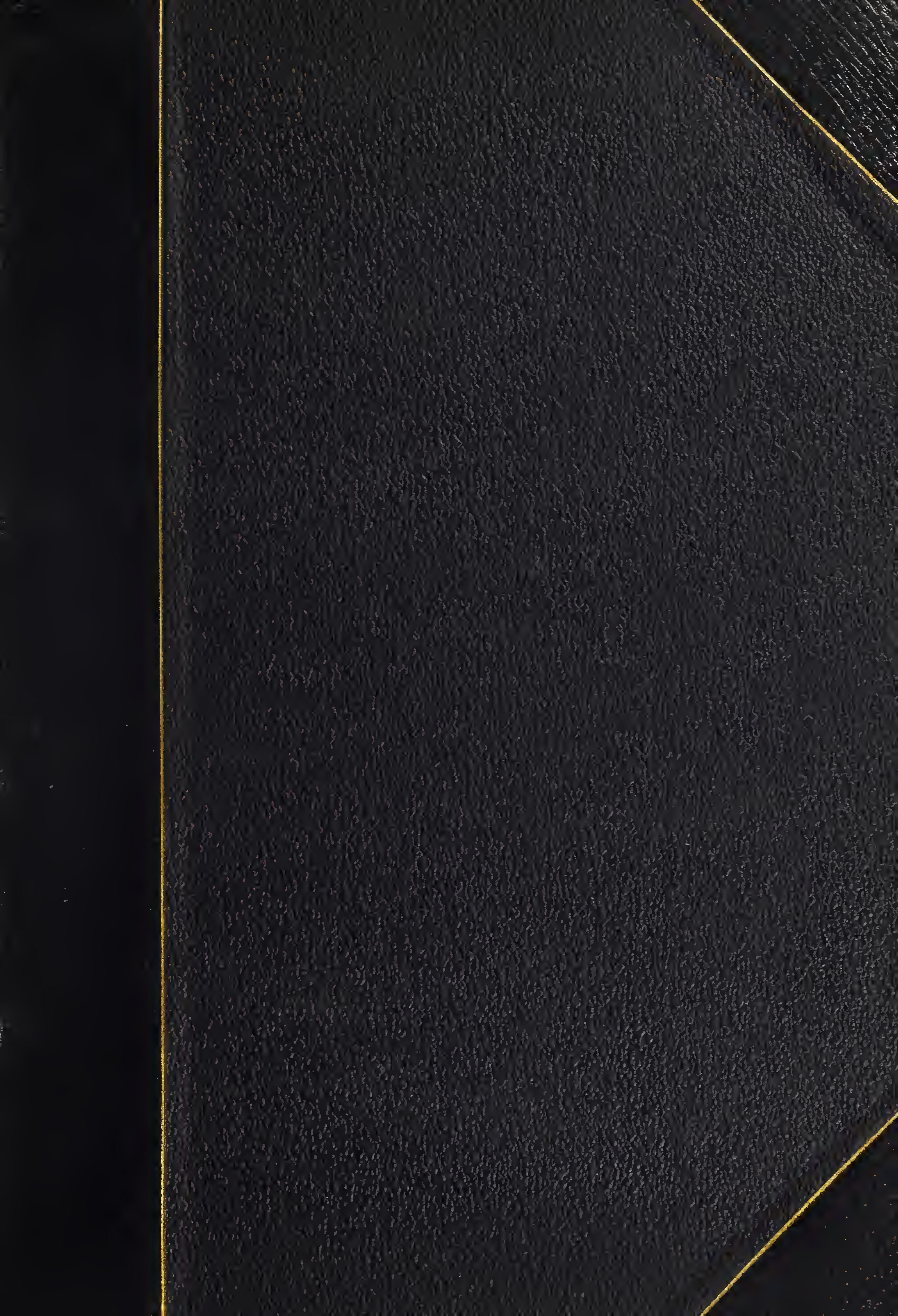
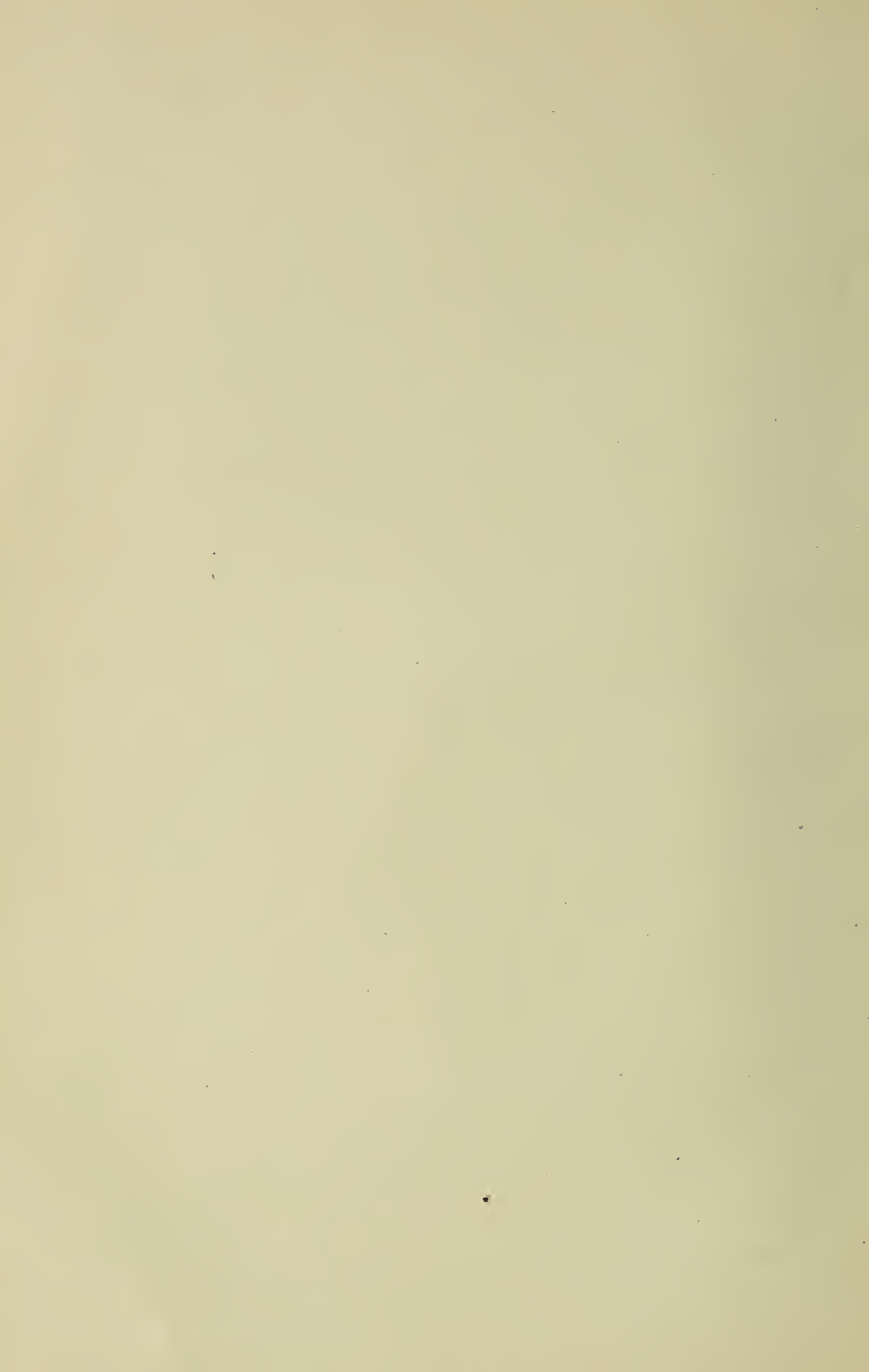




Beihefte

zum

Botanischen Centralblatt.

Original-Arbeiten.

Herausgegeben

von

Prof. Dr. O. Uhlworm und Prof. Dr. F. G. Kohl

in Berlin in Leipzig.

Band XXIV.

Erste Abteilung:

Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

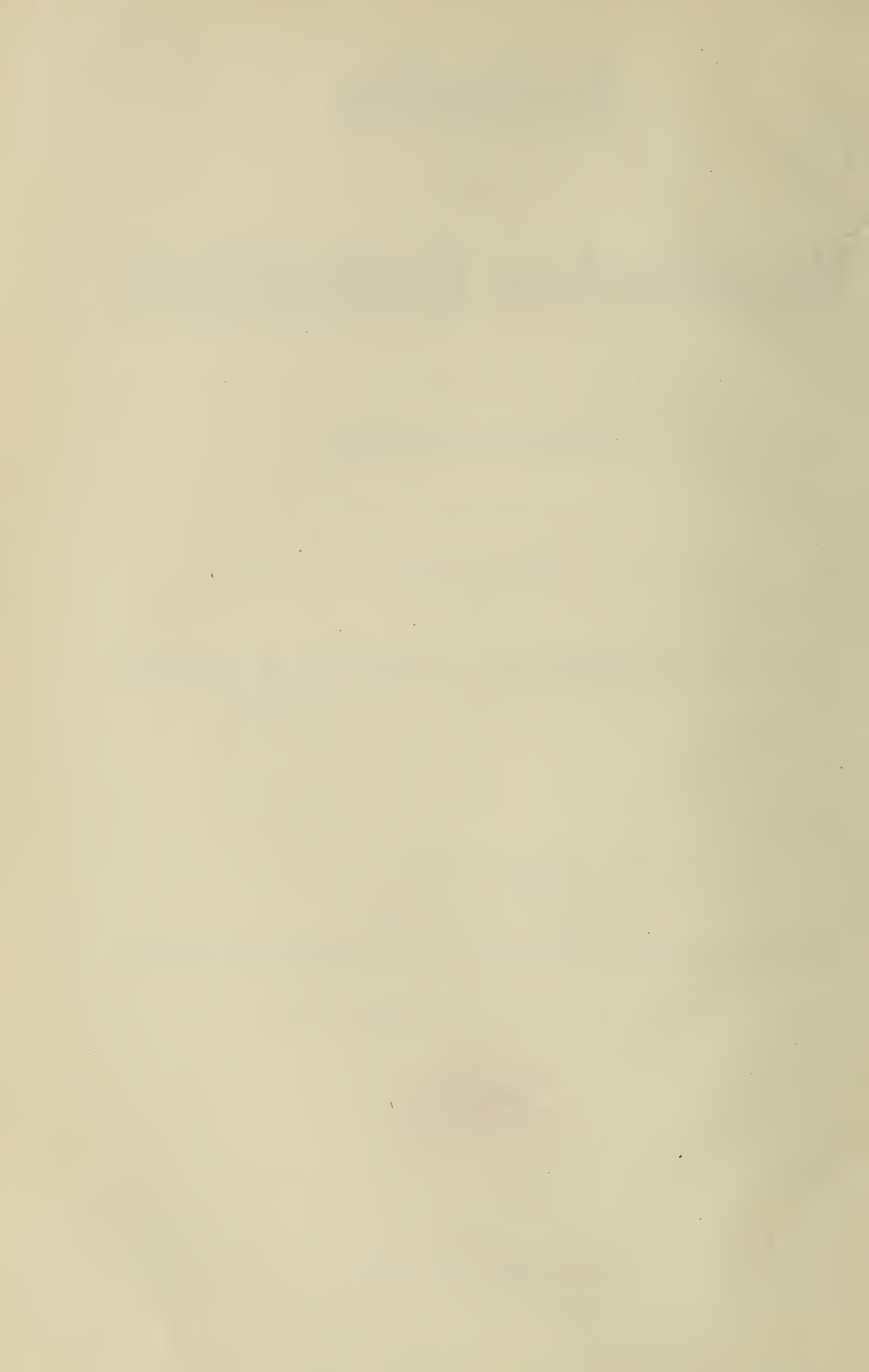
Mit 12 Tafeln und 41 Abbildungen im Text.



1909

Verlag von C. Heinrich

Dresden-N.



Inhalt.

	Seite
Vogler, Variationsstatistische Untersuchungen an den Dolden von *Astrantia major* L. Mit 6 Abbildungen im Text	1—19
Petersen, Zur vergleichenden Anatomie des Zentralzylinders der Papilionaceen-Keimwurzel	20—44
Hackenberg, Über die Substanzquotienten von *Cannabis sativa* und *Cannabis gigantea*. Mit 4 Abbildungen im Text	45—67
Sprecher, Recherches sur l'origine du système sécréteur du *Ginkgo biloba* L. Mit 2 Tafeln und 19 Abbildungen im Text	68—82
Hildebrand, Einige weitere biologisehe Beobachtungen	83—95
Newcombe, Gravitation sensitiveness not confined to apex of root. Mit 1 Tafel und 6 Abbildungen im Text	96—110
Pohl, Der Thermotropismus der Leinpflanze. Mit 6 Abbildungen im Text	111—131
van Wisselingh, Zur Physiologie der Spirogyrazelle. Mit 3 Tafeln	133—210
Lindinger, Die Struktur von *Aloë dichotoma* L., mit anschließenden allgemeinen Betrachtungen. Mit 4 Tafeln	211—253
Grottian, Beiträge zur Kenntnis des Geotropismus	255—285
Kusano, Further Studies on *Aeginetia indica*. Mit 2 Tafeln	286—300
Porsch, Erwiderung	301—307
Lepeschkin, Zur Kenntnis des Mechanismus der photonastischen Variationsbewegungen und der Einwirkung des Beleuchtungswechsels auf die Plasmamembran	308—356
Seeländer, Untersuchungen über die Wirkung des Kohlenoxyds auf Pflanzen	357—393



Variationsstatistische Untersuchungen an den Dolden von Astrantia major L.

Von

Paul Vogler, St. Gallen.

Mit 6 Abbildungen im Text.

Vergangenen Sommer hatte ich Gelegenheit, die Variation der Blütenstände von *Astrantia major* in Wengen (Berneroberland) statistisch zu verfolgen. Dabei ergaben sich für die verschiedenen Teile: Hülle, Zwitterblüten und männliche Blüten, auch verschiedene, meist mehrgipflige Variationskurven, deren Gipfelzahlen mit dem Ludwig'schen Gipfelgesetz[1]) zum Teil sehr gut übereinstimmen, zum Teil aber so sehr und konstant davon abweichen, daß hier unbedingt irgend eine andere Gesetzmäßigkeit zugrunde liegen muß, über die sich aber, solange nicht weitere Untersuchungen mit ähnlichen Resultaten vorliegen, nur Mutmaßungen aufstellen lassen.

Die folgende kleine Untersuchung wird also nicht nur weiteres Material zur Unterstützung des Ludwig'schen Gipfelgesetzes bringen, sondern auch Resultate, die vielleicht zu weiterer Bearbeitung des so ausgedehnten Gebietes der Variationsstatistik anregen. Insbesondere dürfte es sich lohnen, das Verhalten von *Astrantia major* in anderen Gegenden zu verfolgen.

Schon die ersten Probezählungen ergaben, daß sich die Hauptdolden ganz anders verhalten als die Nebendolden, sodaß die beiden Gruppen bei der weitern Untersuchung vollständig getrennt behandelt wurden. Dieselbe Trennung führe ich darum auch in meinen folgenden Darstellungen durch, und behandle für jede Gruppe zunächst die Variation der einzelnen Glieder der Dolde für sich, sodann die Korrelationen zwischen den verschiedenen Gliedern.

[1]) Die zwei wichtigsten hierhergehörigen Arbeiten Ludwigs sind: 1) Über Variationskurven und Variationsflächen der Pflanzen (spez. 6. Gesetz der Entwicklung nach den Zahlen des Fibonacci). (Botan. Centralbl. Bd. 64.) 2) Über Variationskurven (spec. 2. Neue Fibonaccikurven und das Gesetz der Nebenzahlen). (Botan. Centralblatt. Bd. 75.)

I. Die Variationen der Hauptdolden.

Ausgezählt wurden insgesamt 890 Dolden von recht verschiedenen Standorten von Wengen (1200—1300 m ü. M.). Für jede einzelne Dolde wurde notiert: die Zahl 1. der Hüllblätter, 2. der Zwitterblüten und 3. der männlichen Blüten. Damit war dann die Totalzahl der Blüten ebenfalls gegeben.

a) Die Variation der Anzahl der Hüllblätter.

Die gefundenen Zahlen sind folgende:

Anzahl:	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
Frequenz:	6	28	111	156	203	123	91	39	17	5	1

Figur 1 zeigt das Verhalten in graphischer Darstellung: eine annähernd symmetrische, eingipflige Variationskurve

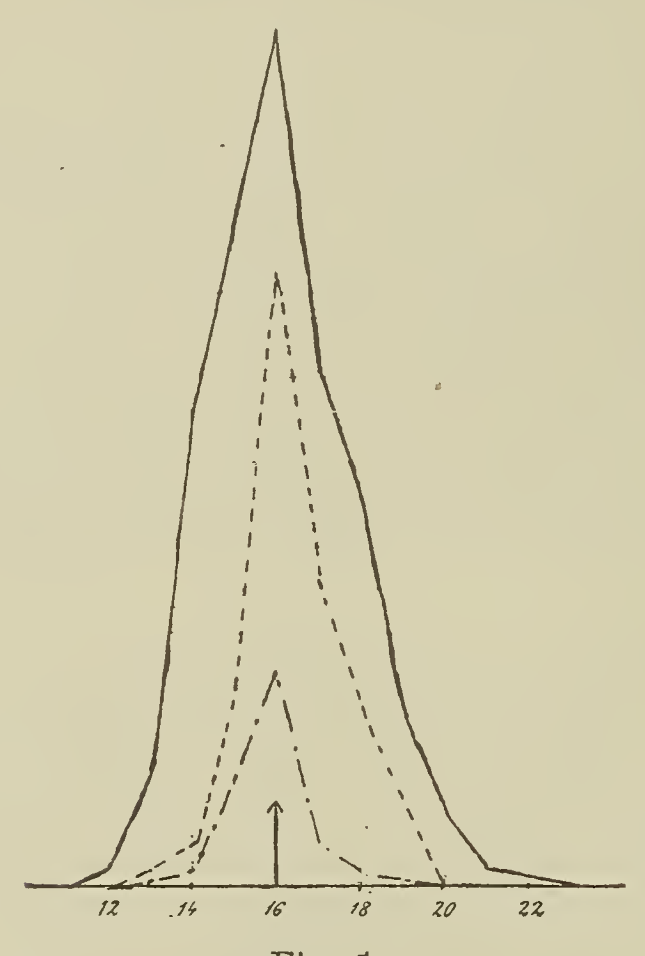


Fig. 1.
Variationskurven für die Hüllblätter der Hauptdolden von *Astrantia major*.
— Gesamtzahl. ---- Dolden mit 16 Zwitterblüten. —.—.— Dolden mit 64 Blüten.

mit Gipfel auf 16, also einer nach dem Ludwig'schen Gesetz sehr häufig auftretenden Nebenzahl der Fibonaccireihe. Hervorzuheben ist aber immerhin noch die ziemlich ausgeprägte Knickung auf 14 und die etwas schwächere auf 18.

b) Die Variation der Anzahl der Zwitterblüten.

Mehr Interesse erweckte bereits die Variationskurve für die Zwitterblüten schon deswegen, weil die Variationsbreite (von 2—51)

fast fünfmal so groß ist als die der Hüllblätter. Die gefundenen Zahlen sind folgende:

Anzahl:	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28
Frequenz:	1	—	—	1	15	22	29	42	49	60	66	68	60	54	88	57	40	36	26	32	19	21	18	19	7	11	7

Anzahl:	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51
Frequenz:	4	5	7	6	1	1	2	1	1	—	—	—	1	1	—	1	—	—	—	—	—	—	1

Figur 2 stellt den Ausschnitt von 5 bis 30 graphisch dar (ausgezogene Kurve).

Auch diese Kurve gibt nur zu wenigen Bemerkungen Anlaß; es ist eine typische mehrgipflige Fibonaccikurve mit (nach der Frequenz geordneten) Gipfeln auf der Nebenzahl 16 und den beiden Hauptzahlen 13 und 21; der 13er Gipfel allerdings schwach hervortretend.

Da bei solchen mehrgipfligen Kurven, wie Ludwig namentlich auch für *Umbelliferae* nachgewiesen, einzelne Gipfel durch Sum-

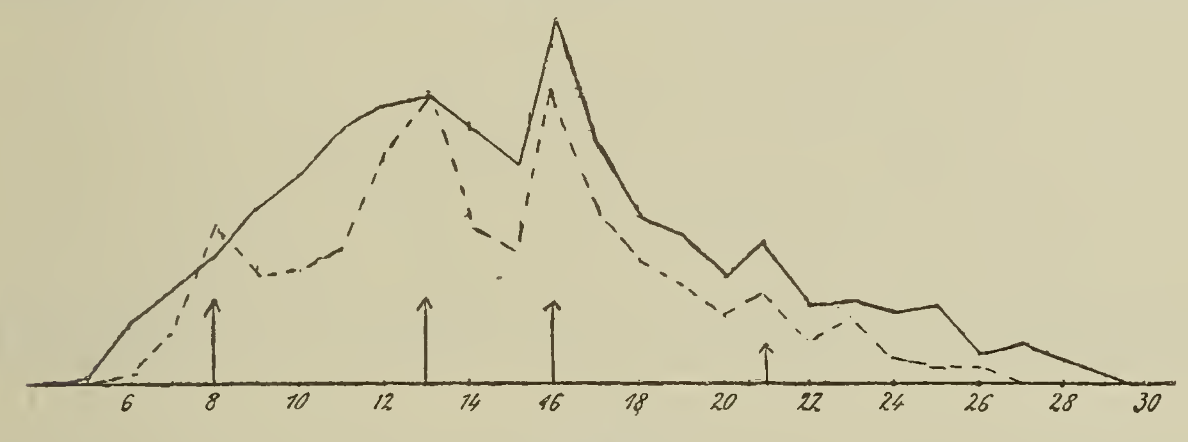


Fig. 2.
Variationskurven für die Zwitterblüten der Hauptdolden von *Astrantia major*.
— Gesamtzahl. ---- Dolden mit 16 Hüllblättern.

mation entstehen können, so wäre es nicht ausgeschlossen, daß auch hier eine derartige Erscheinung zugrunde liege. Ich erhielt nämlich für die ersten 500 Zählungen in der Tat statt des Gipfels auf 13 je eine schwache Überhöhung auf 11 und 14, die dann aber bei weiterer Zählung verschwanden und dem jetzigen Kurvenbild Platz machten.

Äußere Umstände verhinderten leider ein scharfes Auseinanderhalten der verschiedenen Standorte. Es gibt aber einen anderen Weg, um den dadurch möglicherweise entstehenden Fehler wenigstens einigermaßen auszugleichen. Da schon längst nachgewiesen ist, daß die Anzahl eines Organs weitgehend abhängig ist von der Ernährung, so dürfen wir wohl annehmen, daß umgekehrt aus der gleichen Anzahl eines Organs bis zu einem gewissen Grad auf gleiche äußere Bedingungen geschlossen werden dürfe. Wenn wir also nur die Dolden mit 16 Hüllblättern berücksichtigen, so können wir erwarten, daß die dann erhaltene Kurve keine Summationsgipfel mehr aufweise.

In Figur 2 habe ich punktiert die für die 203 16er Dolden erhaltene Variationskurve zum Vergleich ebenfalls eingezeichnet.

(Die Zahlen siehe unten in der Korrelationstabelle.) Sie stimmt in allen wesentlichen Zügen vollständig mit der Gesamtkurve überein; der Gipfel auf 13 tritt aber schärfer hervor, dazu kommt dann noch ein weiterer kleiner Gipfel auf 8, ebenfalls einer Hauptzahl der Fibonaccireihe.

c) Die Variation der Anzahl der männlichen Blüten.

Die Zählungen der männlichen Blüten sollten in allererster Linie darüber Aufschluß geben, ob für die weitere Untersuchung die Gesamtzahl der Blüten bei der Variation eine zusammengehörende Einheit bilde, oder ob männliche und Zwitterblüten unabhängig seien voneinander. Nach den Ergebnissen der Zählungen der Zwitterblüten war noch beides möglich.

Diese Zählungen der männlichen Blüten gaben nun wirklich eine ziemlich eindeutige Antwort auf die gestellte Frage, die dann durch die Zusammenstellung mit der Variation der Gesamtzahl der Blüten definitiv sich entscheiden ließ.

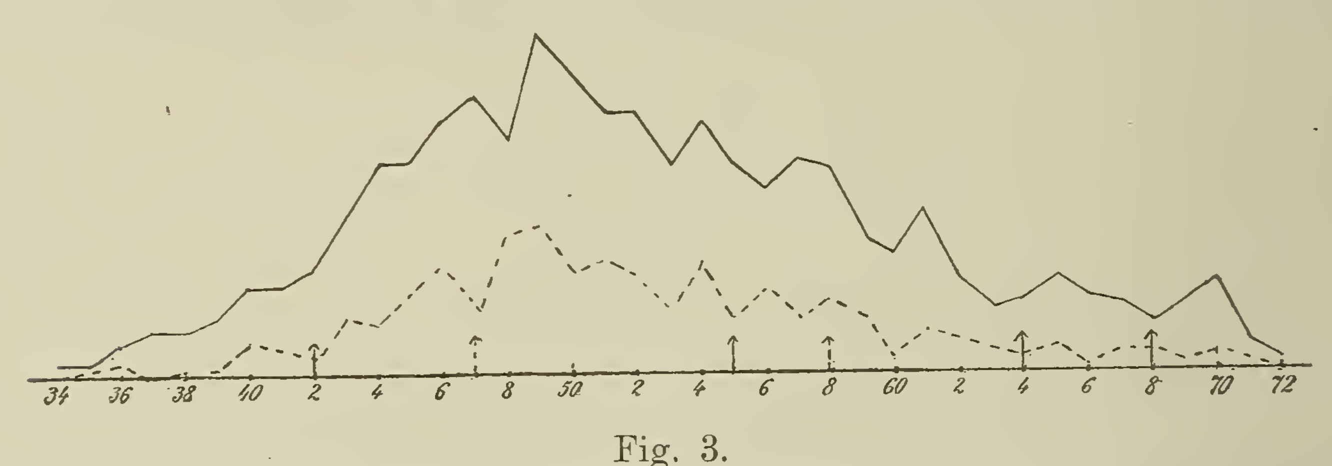


Fig. 3.
Variationskurven für die männlichen Blüten der Hauptdolden von *Astrantia major.*
— Gesamtzahl. ---- Dolden mit 16 Hüllblättern.

Ich brauche die lange Zahlenreihe (die Variationsbreite beträgt nicht weniger als 80, von 10—92) nicht extra aufzuführen, die graphische Darstellung (Fig. 3) des Hauptteils der Kurve spricht für sich selber, Gipfel bezw. scharfe Knickungen liegen (nach der Frequenz geordnet) auf: 49, 47, 52, 54, 57, 44, 61, 65, 14, 70, 37. Darunter befindet sich auch nicht eine einzige Haupt- oder Nebenzahl der Fibonaccireihe.

Zur Kontrolle wurde auch hier die Kurve, die sich ergab, wenn man nur die Dolden mit 16 Hüllblättern berücksichtigte, eingezeichnet (punktiert); sie entspricht mit ganz minimalen Abweichungen der Gesamtkurve und zeigt ebenfalls nicht die geringste Annäherung an die Fibonaccikurve.

d) Die Variation der Gesamtblütenzahl.

Aus der Variationskurve für die männlichen Blüten läßt sich bereits mit großer Wahrscheinlichkeit der Schluß ziehen, daß sie für die Variation nicht als eine Einheit für sich zu betrachten seien, sondern wohl eher die Gesamtzahl der Blüten zusammenzufassen sei. Immerhin wäre natürlich möglich, daß hier eine andere Gesetzmäßigkeit zugrunde liege. Die Variationskurve für die Ge-

samtzahl der Blüten entscheidet aber die Frage sofort; denn diese zeigt wenigstens in einigen Hauptpunkten Übereinstimmung mit dem Ludwig'schen Gipfelgesetz.

Die Anzahl der Blüten schwankt von 17 bis 113; unter 43 Blüten besitzen nur 3, über 107 ebenfalls nur 3 Dolden; für das Intervall 43 bis 107 fand ich folgende Zahlen:

Anzahl:	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68
Frequenz:	3	2	1	5	4	7	3	7	6	14	15	16	24	19	23	29	22	34	27	28	27	49	36	30	32	42

Anzahl:	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94
Frequenz:	19	27	28	19	25	22	17	23	26	18	11	14	9	11	4	17	8	10	9	6	6	5	5	4	2	2

Anzahl:	95	96	97	98	99	100	101	102	103	104	105	106	107
Frequenz:	4	1	2	2	1	1	4	2	2	3	3	2	3

In Figur 4 gibt die ausgezogene Kurve ein anschauliches Bild dieser Verhältnisse. Die Kurve ist, wie das bei der im Ver-

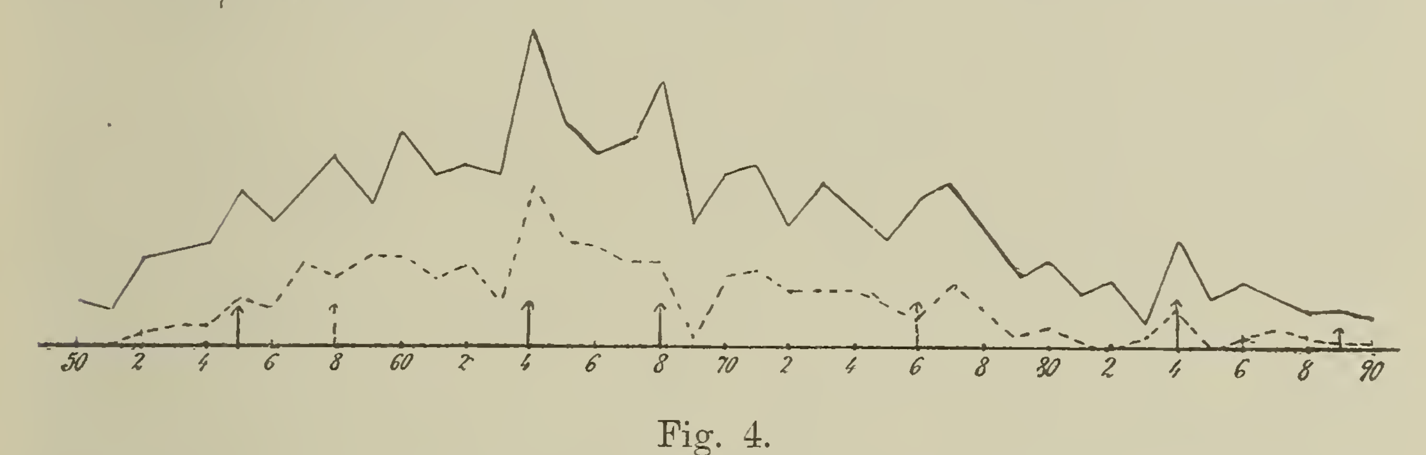


Fig. 4.
Variationskurven für die Anzahl der Blüten in den Hauptdolden von *Astrantia major*.
— Gesamtzahl. ---- Dolden mit 16 Hüllblättern.

hältnis zur Variationsbreite kleinen Anzahl von Zählungen zu erwarten war, noch recht vielzackig. Doch kann die Ursache dafür nicht allein darin liegen; denn die Kurve für die ersten 500 Zählungen stimmte in der Lage der wichtigeren Gipfel mit der definitiven um 890 Zählungen vollständig überein.

Ebenso verhält sich hier die Kurve für die Dolden mit sechzehn Hüllblättern, die zum Vergleich wieder eingezeichnet ist. Nur an zwei Stellen weicht diese wesentlich von der Gesamtkurve ab: Die Gipfel auf 58 und 60 verschwinden ganz oder fast ganz; und, was viel auffälliger ist, auch der Gipfel auf 68 wird beinahe zum Verschwinden gebracht.

Vergleichen wir nun zuerst diejenigen Gipfel, welche beiden Kurven gemeinsam sind, mit dem Ludwig'schen Gesetz. Nach der Frequenz der Gesamtkurve geordnet sind es folgende: 64, 68 (60), 71, 77, 55, 84 (52), 86. Zu den Hauptzahlen der Fibonaccireihe gehört nur 55. 68 ist als Duplum von 34 Nebenzahl erster Ordnung; 64 als achtfaches von 8 eine solche vierter Ordnung. Auf 84 und 52, die vierfachen von 21 resp. 13, wird noch besonders zurückzukommen sein. Soviel steht vorläufig fest, die

Variationskurve für die Gesamtzahl der Blüten entspricht der Forderung des Ludwig'schen Gesetzes wenigstens in den Hauptzügen; es bilden also die sämtlichen Blüten zusammen für die Variation eine Einheit[1]). Dem widerspricht nicht, daß die Zwitterblüten innerhalb dieser größeren Einheit wieder für sich selbst dem Ludwig'schen Gesetz folgen.

Wir können uns von dem Zustandekommen dieser Kombination etwa folgendes Bild machen: Die (natürlich hypothetischen) Anlagen der ganzen Blüten vermehren sich nach dem für die Entstehung der Fibonaccizahlen notwendigen Schema (vergl. Ludwig 1); während sich unabhängig davon nach dem gleichen Schema die Anlagen für die weiblichen Blütenteile ausbilden und mit jenen kombinieren. Dann muß sich für die Gesamtzahl und für die Zwitterblüten eine Fibonaccikurve ergeben, während die männlichen Blüten, deren Zahl die Differenz der beiden andern ist, natürlich nicht mehr unter das Gesetz fallen. Ich begnüge mich hier mit diesen wenigen Bemerkungen; es liegt nicht in der Aufgabe dieser kleinen Untersuchung, sich weiter in Diskussionen über das Verhalten hypothetischer Anlagen einzulassen.

Kehren wir also wieder zu den Gipfelpunkten unserer Kurve zurück. 55 und 68 als Hauptzahl resp. Duplum einer solchen verlangen keine weiteren Bemerkungen. Anders verhält es sich mit dem alles überragenden Hauptgipfel auf 64. 64 ist nämlich nicht nur als achtfaches von 8 bemerkenswert, sondern vor allem auch ein Multiplum der für Hüllblätter und Zwitterblüten häufigsten Zahl 16. Die Zahl 16 ihrerseits gehört, wie 64, sodann nicht nur der Fibonaccireihe an, sondern auch der Potenzreihe: 2, 4, 8, 16, 32, 64 an, die (nach Ludwig 1, p. 103) für die Zähne des Moosperistoms, Ascomyceten und andere nachgewiesen ist, und die ich für Pflanzen mit tetrameren Blüten[2]) wenigstens wahrscheinlich gemacht habe. Es wäre also nicht unmöglich, daß wir die Zahl 64 weniger als Nebenzahl der vierten Reihe der Fibonaccizahlen anzusehen hätten, als vielmehr aus der Potenzreihe oder wenigstens einfach durch zweimalige Verdoppelung von 16 primären Anlagen betrachten müßten. Für eine solche Auffassung spricht namentlich auch die Tatsache, daß für die nur aus den Dolden mit 16 Hüllblättern konstruierte Kurve von den beiden ganz spezifisch der Fibonaccikurve angehörigen Gipfel, der eine (68) soz. vollständig verschwindet, der andere (55) immerhin stark herabgedrückt wird.

Weiterhin verlangen eine kurze Betrachtung die Gipfel auf 84 und die scharfe Knickung der Kurve auf 52, weil diese nach Ludwig[3]) als vierfache von Hauptzahlen der Fibonaccireihe theoretisch nicht auftreten sollten. Der Gipfel auf

---

[1]) Wir hätten also den umgekehrten Fall, als ihn Ludwig für Strahl- und Scheibenblüten von *Solidago* nachweist. (Beih. Bot. Centralbl. IX. 1900.)

[2]) Variationskurven bei Pflanzen mit tetrameren Blüten. (Vierteljahrsschrift der Züricher Naturforschenden Gesellschaft. Zürich 1902. XLVII. p. 429.)

[3]) Nachträgliche Bemerkungen über die Multipla der Fibonaccizahlen und die Coëxistenz kleiner Bewegungen bei der Variation der Pflanzen. (Bot. Centralbl. 71. 1897.)

84 ist aber so scharf ausgeprägt, daß er nicht lediglich dem Zufall zugeschrieben werden kann. Ich möchte eher an die Unzulässigkeit rein mathematischer Ableitung der Gipfelzahlen glauben, wie sie Ludwig am angegebenen Orte versucht. Für die Hauptzahlen der Fibonaccireihe können wir uns bekanntlich eine Vorstellung machen über den Rhythmus, nach dem sich die Anlagen teilen müßten, damit diese Zahlen bevorzugt seien. Ferner läßt sich eine nachträgliche Verdoppelung leicht vorstellen, sodaß man die ersten Nebenzahlen erhält. Mindestens ebenso leicht ist dann aber noch eine zweite Verdoppelung denkbar, wodurch wir die Quadrupla erhalten. Ich möchte also nur um eines mathematischen Prinzipes willen die Zugehörigkeit der Zahlen 52 und 84 zur Fibonaccireihe nicht ausschließen. Daran anschließend mag ferner noch aufmerksam gemacht werden auf das absolute Fehlen von Gipfeln auf den drei- und fünffachen Multipla der Hauptzahlen, die nach Ludwig in die Reihe hineingehören, in unsern Kurven. Eine sukzessive Verdoppelung der Anlagen ist übrigens schon a priori einfacher vorstellbar als eine Verdrei- oder Verfünffachung.

Nachdem wir so die große Mehrzahl der Gipfel unserer Kurve der gesamten Blütenzahlen mehr oder weniger leicht einreihen konnten in die vom Ludwig'schen Gipfelgesetz geforderte Zahlenreihe, bleiben aber doch noch zwei Kurvenabschnitte übrig, die sich unter keinen Umständen fügen: Die dreigipflige Erhebung zwischen 69 und 83 und die zweigipflige zwischen 56 und 63. Bloßer Zufall können sie nicht sein; denn sie treten ebenso deutlich hervor, auch wenn wir nur die Dolden mit sechzehn Hüllblättern oder sechzehn Zwitterblüten berücksichtigen; ebenso dürften Summationsgipfel ausgeschlossen sein. In keinem dieser beiden Kurvenabschnitte liegt irgend eine Haupt- oder Nebenzahl der Fibonaccireihe, sodaß hier wohl eine andere Gesetzmäßigkeit zugrunde liegen mag. Zur sichern Feststellung einer solchen ist aber das Material doch noch zu spärlich. Aufmerksam zu machen ist immerhin auf folgendes: Ähnlich wie die Fibonaccireihe lassen sich durch Annahme ganz einfacher aber etwas modifizierter Art der Anlagenvermehrung noch andere Reihen erhalten. Unter diesen ist die bei Ludwig[1]) als Trientalisreihe angeführte für uns speziell hervorzuheben; ihre Hauptzahlen sind nämlich: 1, 3, 4, 7, 11, 18, 29, 47, 76 u. s. w.; Dupla, Tripla und Quadrupla etc. davon geben die Nebenzahlen. Es fallen davon in die beiden Intervalle: 58 als Duplum von 29; 76 als Hauptzahl, 72 als vierfaches von 18. Wenn die letzten zwei auch nicht gerade Gipfelzahlen sind, so sind es doch Nachbarzahlen von solchen. Dazu kommt noch, daß die beiden Knickungen der Kurve der Hüllblätter auf 18 und 14, d. h. auf einer Haupt- und einer Nebenzahl der Trientalisreihe liegen. Ebenso ist hier auch auf die Abflachung des dreizehner Gipfels der Zwitterblüten aufmerksam zu machen und darauf, daß,

[1]) Beiträge zur Phytarithmetik. III: Eine neue Darstellung der Näherungswerte der Kettenbrüche und die Verwandtschaft der phyllotaktischen Hauptreihen. (Bot. Centralbl. 71. 1897.)

wie schon erwähnt, die ersten 500 Zählungen für die Zwitterblüten eine ziemliche Überhöhung auf 11 und eine schwache auf 14: also wieder auf eine Haupt- und Nebenzahl der Trientalisreihe, ergaben. (Der Kurvenschnitt von 10—15 ist für die ersten 500 Zählungen durch folgende Frequenzen charakterisiert: 34, 40, 29, 34, 38, 33.)

Alles das zusammengehalten, macht es doch immerhin wahrscheinlich, daß bei *Astrantia* neben der Fibonaccireihe auch die Trientalisreihe in Erscheinung tritt, also zwei Vermehrungsprinzipien der Blütenanlagen vorkommen, die, sich durchkreuzend, die sehr unregelmäßige Kurve bedingen. Um einen definitiven Schluß ziehen zu können, ist freilich das mir vorliegende Material noch zu spärlich.

e) **Korrelationen.**

Es liegt nicht in meiner Absicht, auf der Grundlage der folgenden Korrelationstabellen mich an die Berechnung von Korrelationskoëffizienten zu machen. Dazu würde wohl auch die Anzahl der ausgezählten Dolden nicht genügen. Aber auch ohne eine mathematische Behandlung lassen sich einige interessante Ergebnisse aus den gegebenen Zahlen ableiten.

1) Korrelation zwischen der Anzahl der Hüllblätter und der Zwitterblüten.

Tabellarisch zusammengestellt ergaben sich folgende Zahlen:

Zwitterbl.	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
Hülle																					
12	1	—	—	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1	—	—	—	—
13	3	2	2	1	6	2	8	—	1	—	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—
14	2	6	9	12	11	13	12	7	9	9	3	3	3	5	2	3	—	2	1	1	—
15	6	5	5	7	13	17	12	16	20	10	12	15	6	1	2	3	1	1	1	2	—
16	1	6	19	13	14	16	27	34	18	16	36	21	15	12	8	11	5	9	3	2	2
17	2	—	3	8	3	6	2	10	7	8	18	6	8	7	2	6	3	3	6	2	4
18	—	1	1	1	2	3	4	2	4	5	11	11	7	8	6	8	3	3	6	8	—
19	—	—	—	—	—	1	2	1	2	1	6	1	3	5	2	3	3	4	—	1	1
20	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	1	1	—	4	1	2	1	—	4	—

Ein einziger Blick auf die Tabelle zeigt eine, wenn auch nicht sehr weitgehende Parallelvariation von Hülle und Zwitterblüten: Dolden mit mehr Hüllblättern besitzen im allgemeinen auch mehr Zwitterblüten. Die absolut häufigste Kombination ist: 16 Hüllblätter zu 16 Zwitterblüten.

Einige interessante Erscheinungen treten zu Tage, wenn wir die einzelnen Reihen für sich betrachten. Jede horizontale und vertikale repräsentiert eine Variationskurve, und zwar eher eine reinere als die Gesamtzahl (vgl. oben unter b). Natürlich müssen wir uns dann auf diejenigen beschränken, die einer größeren Anzahl (mindestens 50) Dolden entsprechen.

Schon oben (b) habe ich die Kurve für die Zwitterblüten der Dolden mit 16 Hüllblättern erwähnt; Figur 2 zeigt sie dort ebenfalls graphisch dargestellt. Es mag hier nochmals hervor-

gehoben werden, daß es eine vollständig eindeutige Fibonaccikurve ist, mit Gipfeln auf: 16, 13, 8 und 21. Keine einzige der übrigen Horizontalreihen ergibt eine ebenso klare Fibonaccikurve: es scheint, wie wenn dort überall mehr als bei den 16er, noch andere Anlage-Vermehrungsgesetze hineinspielten.

Die 14er Horizontale besitzt den höchsten Gipfel auf 11, eine Andeutung auf 14: ferner Gipfel auf 9 und 19. Nun ist 14 eine erste Nebenzahl der Trientalisreihe: 11 eine Hauptzahl. Auch dem 19er Gipfel liegt die 18 dieser Reihe viel näher als irgend eine Fibonaccizahl, nur die 9 gehört als dreifaches Multiplum beiden Reihen an. Es macht also diese Kurve ganz den Eindruck, als ob wenigstens in einer großen Zahl der Dolden sich die Anlagen für die Zwitterblüten nach der Trientalisreihe entwickelt hätten.

Die 15er Horizontale mit ihren stark hervortretenden Gipfeln auf 11, 14 und 17 entspricht fast noch mehr der Trientalisreihe; die Gipfel erklären sich aber ebenso gut, wenn man eine gemischte Entwicklung nach beiden Reihen annimmt, wie denn ja die 15 nur als Dreifaches einer Hauptzahl der Fibonaccireihe (vgl. oben, was über die Tripla gesagt wurde unter d), sonst keiner der beiden Reihen angehört.

In gleicher Weise wäre dann die 17er Horizontale zu deuten mit ihren Gipfeln auf 16, 13, 9, 18, 11, 21. 13 und 21 gehören nur in die Fibonaccireihe, 11 und 18 nur in die Trientalisreihe; 16 und 9 in beide.

Die 18er Horizontale paßt nun allerdings nicht recht in dieses Schema hinein; denn da 18 eine Hauptzahl der Trientalisreihe ist, wäre hier ein etwas stärkeres Hervortreten des Trientalischarakters dieser Kurve zu erwarten; der 21. Gipfel gehört aber ganz zur andern. Immerhin ist der flache Gipfel auf 16—17 hervorzuheben, der sich vielleicht als eine Art Summationsgipfel, entstanden aus einem 16er und 18er, erklärt.

Dieser Versuch, die verschiedene Gestalt der vier besprochenen Kurven aus der Annahme der Anlagenvermehrung nach zwei verschiedenen Prinzipien und Kombination zweier Gipfelreihen zu erklären, muß sich, wenn er einigen Anspruch auf Berechtigung machen will, auch als fruchtbar erweisen bei der Betrachtung der Vertikalreihen. Da hier die Variationsbreite innerhalb der einzelnen Reihe viel kleiner ist, können die aus diesen Zahlen konstruierten Kurven eigentlich noch mehr Anspruch auf Zuverlässigkeit machen, selbst bei geringerer Zahl der ausgezählten Dolden, als die der Horizontalreihen. Von den 21 Reihen greife ich aber zur näheren Besprechung nur diejenigen heraus, deren Anzahl der Zwitterblüten als Haupt- oder erste Nebenzahl zu einer der beiden Reihen oder zu beiden gehört.

Oben in Figur 1 ist die Kurve für die Variation der Hüllblätter der Dolden mit 16 Zwitterblüten ebenfalls eingezeichnet. Sie unterscheidet sich von der Gesamtkurve vor allem durch das Verschwinden der beiden Knickungen auf 14 und 18,

also der beiden nach der Trientalisreihe hinüberdeutenden Eigenschaften jener Kurve.

Noch ausgeprägter ist diese Erscheinung bei der 13er Vertikale, die eine sozusagen symmetrische, eingipflige 16er Kurve ergibt.

Nur zur Fibonaccireihe gehören ferner 10 und 21. Die 10er Vertikale zeigt auch in der Tat den 16er Gipfel; aber doch nicht so ausgeprägt wie die 13er und 16er. Die starke Knickung auf 14 weist nach der andern Reihe hinüber. Ähnliches gilt für die 21er Vertikale, wo der Gipfel auf 18 und die Knickung auf 14 das reine Bild einer Fibonaccireihe stören.

7, 11, 14 und 18 gehören nur der Trientalisreihe an. Von den Kurven dieser vier Vertikalreihen stimmt die 7er am besten mit den nach unseren Voraussetzungen zu erwartenden überein. Sie zeigt neben dem niedrigen Gipfel auf 16 solche auf den beiden Trientaliszahlen 14 und 18. Auch die 18er Vertikale hat wenigstens neben dem 16er Gipfel den 18er Gipfel deutlich ausgeprägt. Die 11er Vertikale besitzt zwar nur einen Gipfel auf 16, aber eine sehr scharfe Knickung auf 14. Die 14er freilich mit ihrem einen Gipfel auf 15 paßt nicht recht ins Bild, doch widerspricht sie unserer Annahme auch nicht, da ihr 15er sich leicht als ein Summationsgipfel zwischen 14 und 16 erklären läßt.

Bleibt endlich noch die 8er Vertikale, die entsprechend ihrer Zugehörigkeit zu beiden Reihen auch scharf ausgeprägte Gipfel auf 14 und 16 zeigt.

Werfen wir nun noch einen Blick auf ein paar der übrigen Reihen, so sehen wir, daß alle Mischtypen darstellen, mit einem Überwiegen des 16er Gipfels, neben dem aber die andern auch auftreten: Die 9er Reihe hat Gipfel auf 16 und 14; die 12er auf 16 und 18 und Knickung auf 14; die 15er auf 16 und Knickung auf 14; die 17er auf 16 und 18; die 19er auf 16, 18 und 14; die 20iger auf 16 und 18.

Diese Verhältnisse stimmen also recht ordentlich zu meinem vorhin gegebenen Erklärungsversuch.

Das Ergebnis dieses Abschnittes läßt sich etwa folgendermaßen zusammenfassen: Berücksichtigt man nur Dolden mit einer bestimmten Anzahl von Zwitterblüten, so erhält man für die Variation der Hülle bald ein-, bald mehrgipflige Kurven; die Gipfel liegen auf den Haupt- oder Nebenzahlen der Fibonacci- und Trientalisreihe. Gehört die Zahl der Zwitterblüten als Haupt- oder Nebenzahl zur Fibonaccireihe, so erhalten wir reine oder fast reine Fibonaccikurven; gehört sie dagegen zur Trientalisreihe, so erhalten wir Kurven, die mehr dem Trientalistypus angehören, wobei allerdings der 16er Gipfel immer noch stark hervortritt (16 gehört allerdings auch in beide Reihen, da er als 4×4 Nebenzahl der Trientalisreihe ist, wie als 2×8 Nebenzahl der Fibonaccireihe). Bei Dolden, deren Anzahl Zwitterblüten entweder zu beiden (8) oder zu keiner von beiden Reihen gehört, erhalten wir Mischkurven, bei denen ebenfalls die 16 dominiert.

Betrachten wir die Variation der Anzahl der Zwitterblüten für die Dolden mit verschiedener Anzahl von Hüllblättern, so ergibt sich im Prinzip das gleiche Resultat.

2) Korrelation zwischen der Anzahl der Hüllblätter und der Gesamtzahl der Blüten.

Untenstehende Tabelle zeigt die gegenseitige Abhängigkeit der Anzahl der Hüllblätter und der Gesamtzahl der Blüten. Auch

Die Korrelation zwischen der Anzahl der Hüllblätter und der Gesamtzahl der Blüten in den Hauptdolden von *Astrantia major*.

Blüten:	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69
Hüllblätter:																				
12	—	—	—	—	—	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
13	1	2	2	1	2	2	1	—	1	2	2	—	1	1	1	—	—	1	1	—
14	1	3	5	6	2	4	5	5	6	3	5	6	8	1	2	5	—	5	5	5
15	3	—	5	4	8	8	6	4	6	5	10	4	5	11	13	5	5	2	6	3
16	—	—	2	3	3	7	6	13	11	14	14	11	14	7	25	17	16	13	13	2
17	—	1	—	—	1	2	—	1	3	1	3	5	—	6	5	5	2	3	10	4
18	2	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	1	1	1	2	2	5	7	7	1
19	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	1	—	1	1	1	1	2	—
20	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
21	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Blüten:	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89
Hüllblätter:																				
12	—	—	—	—	1	1														
13	—	—	1																	
14	1	3	1	3	—	1	4	1	—	1	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—
15	3	4	2	3	2	5	1	5	—	1	2	1	1	—	1	1	—	—	1	—
16	11	12	9	9	9	7	5	10	6	2	3	1	—	2	6	—	2	3	2	1
17	5	7	3	5	4	3	7	6	3	2	3	2	2	2	1	2	2	1	2	—
18	4	2	2	4	4	1	3	1	6	4	6	3	4	—	6	1	4	2	—	3
19	1	1	—	1	1	—	2	3	—	1	1	2	1	1	2	2	1	1	—	1
20	1	—	—	—	1	—	1	—	1	—	—	—	1	—	1	2	—	2	—	1
21	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1	—

hier besteht eine zwar nicht sehr scharf, aber doch deutlich ausgeprägte Parallelvariation in dem Sinne, daß die reichstrahligen Dolden im allgemeinen auch mehr Hüllblätter besitzen und umgekehrt.

Nach den Ausführungen des vorigen Abschnittes erhebt sich für uns als wichtigste Frage die, ob bei Betrachtung der einzelnen Horizontal- und Vertikalreihen auch hier ähnliche Verhältnisse betreffend Vorkommen von Gipfeln der Fibonacci- und Trientalisreihe sich ergeben. Da die Variationsbreite der Gesamtzahl der Blüten sehr groß ist, entfallen allerdings auf die einzelnen Reihen etwas wenig Zählungen, sodaß die Beweiskraft dieser Kurven für sich allein nicht groß wäre. Stimmen aber die Resultate mit denen

des vorigen Kapitels überein, so dürfen sie doch als gute Stütze herbeigezogen werden.

Nur vier Horizontalreihen haben eine genügende Frequenz, um eine vergleichbare Kurve zu ergeben. Gehen wir wieder von der 16er Reihe aus: Nach der Frequenz geordnet besitzt sie folgende Gipfel: 64, 59, 57, 62, 68, 71, 77, 55, 84. 64, 68, 55 und 84 gehören der Fibonaccireihe an; die Gipfel auf 59, 57, 77 und 71 liegen auf Nachbarzahlen der Trientalisreihe, sodaß also in der Tat in dieser Kurve, wie es auch zu erwarten stand, die Fibonaccireihe deutlich überwiegt, ohne aber vollständig die andere zu verdrängen. (Fig. 4.) (Über das starke Vorherrschen des 64er Gipfels habe ich mich bereits oben ausgesprochen.)

Leider ist die Frequenz der 14er Reihe gering. Ihre Gipfel liegen auf: 60, 58, 53, 65, 68, 76. Davon gehört 76 als Hauptzahl, 58 als Nebenzahl zur Trientalisreihe; 68 ebenso zur Fibonaccireihe. 53, 65 und 60 gehören keiner von beiden Reihen an; 53 ist als Nachbarzahl von 54 eher zur Trientalisreihe, 65 als Nachbarzahl von 64 eher zur Fibonaccireihe zu zählen, sodaß also doch in der 14er Kurve der Trientalischarakter eher überwiegt.

Die 15er und 17er Reihe ergeben Mischkurven, ihre Gipfel gehören beiden Reihen an; namentlich deutlich ist dieser Mischcharakter bei der 17er ausgeprägt: 68, 64, 55 einerseits, 76, 58, 71 andrerseits.

Aus den Vertikalreihen greifen wir zunächst nur jene heraus, deren „Bestimmungszahl" in die eine oder andre Reihe gehört.

Fibonacci-Hauptzahlen oder deren Dupla (Quadrupla) sind: 55, (64), 68, (84).

Die 55er Vertikale hat ihren Gipfel auf 15, starke Knickung auf 16: Fibonaccicharakter nicht rein ausgeprägt, wiegt aber doch vor.

Die (64)er Vertikale zeigt eine vollständig symmetrische, eingipflige Kurve mit 16er Gipfel (vide Fig. 1): also reine Fibonaccikurve.

Die 68er Vertikale besitzt einen einzigen Gipfel auf 16, dazu aber deutliche Knickungen auf 14 und 18: Fibonaccikurve mit schwacher Andeutung eines fremden Einflusses.

Endlich die (84)er Vertikale ergibt zwei gleichstarke Gipfel auf 16 und 18: also eine Mischkurve, in der beide Komponente gleich mächtig sind.

Als Hauptzahlen oder deren Dupla (resp. Quadrupla) gehören zur Trientalisreihe: 58, (72), 76.

Die 58er Vertikale besitzt einen Gipfel auf 16 und eine sehr scharfe Knickung auf 14, zeigt also durch letztere den Einfluß der Trientalisreihe.

Die (72er) Vertikale (insgesamt nur 18 Dolden umfassend) zeigt nur den 16er Gipfel, gehört also eigentlich zum Fibonaccitypus.

Dagegen ergibt die 76er Reihe eine Kurve, in der der Trientalischarakter vorherrscht: Gipfel auf 17 und 14. Der 17er erklärt sich als ein Mischgipfel aus 16 und 18.

Alle übrigen Vertikalreihen ergeben deutliche Mischkurven, in denen bald mehr der eine, bald mehr der andere Charakter vorherrscht: fast überall kommt der 16er Gipfel vor, daneben 14 und 18.

Soweit also mit dieser Korrelationstabelle überhaupt gearbeitet werden kann, finden wir ganz ähnliche Verhältnisse betreffend das Auftreten der Gipfel aus den beiden Reihen, wie im vorigen Abschnitt. Es erhält also der Schluß, daß bei den Variationen der Hauptdolden von *Astrantia* zwei „Gipfelgesetze" miteinander in Konkurrenz treten, eine weitere Stütze.

3) Korrelation zwischen der Anzahl der Zwitterblüten und der Gesamtzahl der Blüten.

Ergaben sich schon im vorhergehenden Abschnitt wegen der großen Variationsbreite der Gesamtzahl der Blüten Schwierigkeiten für die Deutung der Resultate, so werden diese hier, wo auch der andere Faktor eine größere Variationsbreite besitzt, sich noch erhöhen. Die Frequenzen der einzelnen Reihen sind eben zu klein. Sicher läßt sich eigentlich nur konstatieren, daß, was übrigens zu erwarten war, in noch weitgehenderem Maße gilt, daß der Steigerung der Anzahl der Zwitterblüten eine solche der Gesamtzahl parallel geht.

Ich verzichte also auf eine Aufführung der Zahlentabelle, und erwähne nur folgende Punkte. Am häufigsten treten folgende Kombinationen (weibliche Blüten: Total) auf: Zehnmal: 16 : 64; achtmal: 12 : 59, 14 : 63; siebenmal: 10 : 56; sechsmal: 9 : 53, 10 : 55, 8 : 57, 11 : 58, 12 : 58, 11 : 60, 11 : 61, 11 : 67; fünfmal: 14 : 60, 15 : 60, 12 : 64, 13 : 64, 17 : 64, 15 : 65, 16 : 65, 17 : 65, 12 : 66, 15 : 66, 16 : 66, 16 : 67, 14 : 68, 16 : 68, 18 : 68, 19 : 68, 12 : 70, 16 : 73. Darunter sind Kombinationen von je zwei Fibonaccizahlen: 16 : 64, 10 : 55, 13 : 64, 14 : 68, 16 : 68, solche von je zwei Trientaliszahlen: 11 : 58. Mit andern Worten, soweit sich die Reihen überhaupt in eine Gruppe einreihen lassen, entsprechen sie dem einen oder andern Typus.

Daß auch die Mischverhältnisse 14 : 68 und 18 : 68 relativ häufig vorkommen, ist bei der großen Frequenz der 68 für die Gesamtzahl der Blüten nicht verwunderlich. Wenn also auch aus diesen Korrelationsverhältnissen keine direkte Stütze der geäußerten Anschauungen abgeleitet werden kann, so widersprechen sie ihr doch wenigstens nicht.

II. Die Variationen der Nebendolden.

Sobald ich gefunden hatte, daß Haupt- und Nebendolden sich in der Variation ihrer Teile verschieden verhalten, legte ich das Hauptgewicht auf die Untersuchung der Hauptdolden, da mir diese für die Charakterisierung der Art wichtiger erschienen. Die Auszählung von Nebendolden wurde dabei leider etwas vernachlässigt,

sodaß die Zahl der voll ausgezählten auf nur 480 stieg; an einem größeren Strauß, den ich noch mit nach Hause nahm, konnte ich nur die Hüllblätter auszählen, da die Blüten zu stark verwelkt waren, sodaß ich dafür 200 Zählungen mehr besaß.

Nach den ausführlicheren Erörterungen zu den Ergebnissen der Zählungen der Hauptdolden kann ich mich hier wesentlich kürzer fassen, indem ich namentlich auf die Abweichungen von den dortigen Resultaten Rücksicht nehme.

a) **Die Variation der Anzahl der Hüllblätter.**

Die gefundenen Zahlen sind folgende:

Anzahl:	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
Frequenz:	1	13	19	140	137	251	54	59	7	2

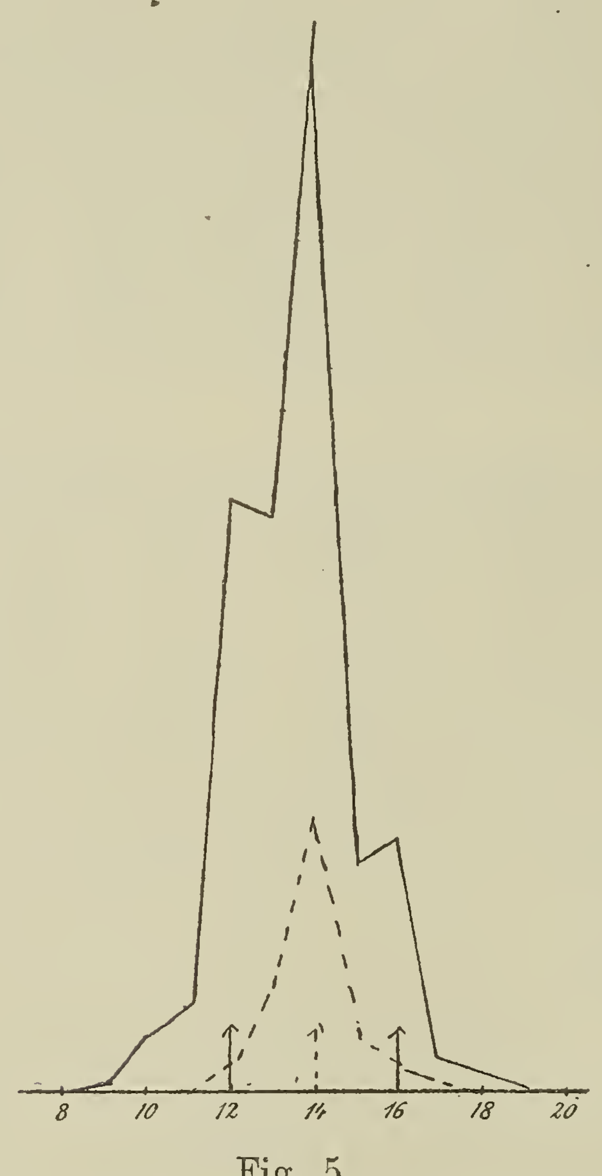


Fig. 5.
Variationskurven für die Hüllblätter der Nebendolden von *Astrantia major*.
— Gesamtzahl. ---- Dolden mit sieben Zwitterblüten.

Vor allem fällt auf, daß die Zahl der Hüllblätter im Durchschnitt bedeutend geringer ist als bei den Hauptdolden. An Stelle des dort alles weit überragenden Gipfels auf 16 tritt hier der Hauptgipfel auf 14 auf; ein Nebengipfel auf 12, einer auf 16. Der 14er Gipfel gehört als erste Nebenzahl zur Trientalisreihe, der 16er zur Fibonaccireihe, der 12er (allerdings nur als vierfaches von drei) zu beiden, sodaß also hier der Trientalischarakter der Kurve weit überwiegt.

b) Die Variation der Anzahl der Zwitterblüten.

Die gefundenen Zahlen sind:

Anzahl:	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Frequenz:	199	33	33	27	33	27	40	42	23	3	8	6	5	1	1	—	2

Eine eigentümliche Kurve, zuerst ziemlich flach verlaufend mit zwei Depressionen auf 3 und 5, dann ein Ansteigen zu einem Hauptgipfel auf 7, nachher steil abfallend, mit nochmaliger Erhebung auf 10. Wie die Kurve der Hüllblätter durch den Hauptgipfel auf 14, wird diese durch den auf 7 charakterisiert; nehmen wir dazu noch die Depression auf 5, der einzigen niedrigeren Zahl, die nicht beiden Reihen, sondern nur der Fibonaccireihe angehört, so charakterisiert sich diese Kurve noch viel deutlicher als eine Trientaliskurve. Nur die nochmalige Erhebung auf 10 und die ganz kleine auf 16 deuten noch nach der Fibonaccireihe hin.

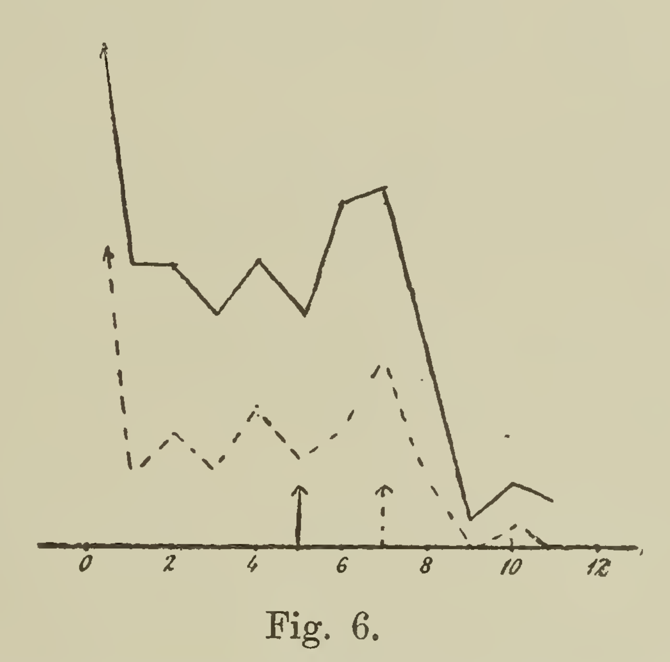


Fig. 6.

Variationskurven für die Zwitterblüten der Nebendolden von *Astrantia major*.
— Gesamtzahl. ---- Dolden mit 14 Hüllblättern.

c) Die Variation der Anzahl der männlichen Blüten.

Ihre Anzahl schwankt von 5 bis 78. Bei einer so großen Variationsbreite und der relativ geringen Anzahl von Zählungen kann schon a priori dieser Kurve keine große Beweiskraft zukommen. Es ergab sich auch hier, was ich für die Hauptdolden nachgewiesen habe, daß die Anzahl der männlichen Blüten nicht als ein eigener Komplex variiert, sondern mit den Zwitterblüten zusammen eine Einheit bildet.

d) Die Variation der Gesamtzahl der Blüten.

Hier ist die Variationsbreite mit dem Intervall 5—90 noch größer als für die männlichen Blüten allein. Auch diese Kurve zeigt keinen scharf ausgeprägten Charakter, die Gipfel treten nicht scharf hervor.

Für den Hauptabschnitt, 30—71, fand ich folgende Frequenzzahlen (unter 30 liegen 29, über 71 12 Dolden):

Anzahl:	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50
Frequenz:	4	1	2	2	8	5	4	5	10	8	10	8	15	10	10	15	25	18	18	20	16

Anzahl:	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71
Frequenz:	22	18	19	22	18	19	12	11	13	14	9	2	9	8	6	6	5	5	1	5	4

Diese Kurve weicht viel weniger von den für die männlichen Blüten gefundenen ab als bei den Hauptdolden, weil fast ein Viertel der Dolden ohne Zwitterblüten waren.

Betrachten wir die Gipfel nach ihrer Frequenz geordnet, so erhalten wir folgende: 46, 54, 51, 49, 42, 60, 56, 63, 34, darunter also nur wenige Zahlen, die als Haupt- oder Nebenzahlen in eine der beiden Reihen hineingehören. Der ganze Charakter der Kurve zeigt eben noch eine Unausgeglichenheit, die von der zu kleinen Anzahl der Zählungen herrührt. In solchen Fällen kann man nach Ludwig häufig eine Verschiebung der Gipfel auf die Nachbarzahlen beobachten.

Die am schärfsten hervortretenden Gipfel liegen auf 34, 42, 46 und 63, davon sind: 34 Hauptzahl, 42 Nebenzahl der Fibonaccireihe; 46 Nachbarzahl von 47, einer Hauptzahl der Trientalisreihe, 63 als Nachbarzahl von 64 gehört wieder der Fibonaccireihe an. Zwischen 47 und 61 liegt die Hauptmasse der Dolden, und hier finden wir die schwach vorspringenden Gipfel auf 49, 51, 54, 56, 60, von denen aber kein einziger charakteristisch ist. Hier müßte eine bedeutend größere Anzahl von Zählungen Klarheit schaffen. Im gleichen Intervall liegen übrigens die Hauptzahl 55 der Fibonaccireihe und die Nebenzahl 58 der Trientalisreihe, sodaß also wohl auch dieser Kurvenabschnitt als Mischkurve aus dem Fibonacci- und Trientalistypus gedeutet werden darf.

e) **Korrelationen.**

Auch für die Nebendolden habe ich mir in allen Richtungen, wie bei den Hauptdolden, Korrelationstabellen aufgestellt. Es ist aber klar, daß wegen der relativ geringen Anzahl von Zählungen nur jener, in denen beide verglichenen Organe im engeren Intervall variieren, Bedeutung zukommen kann. Ich begnüge mich also mit der Aufführung der gefundenen Zahlen für die Korrelation zwischen Hüllblättern und Zwitterblüten, aus den andern mögen dann nur ein paar Punkte noch Erwähnung finden:

Zwitterblüten:	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Hülle:											
10	6	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—
11	7	3	1	—	—	—	—	—	—	—	—
12	54	10	6	6	4	7	5	3	3	—	2
13	41	3	7	8	5	6	9	7	1	1	—
14	67	9	13	9	17	11	13	22	7	—	3
15	8	5	3	1	4	2	3	6	6	—	1
16	11	2	2	3	3	4	8	3	5	2	1
17	1	1	—	—	1	—	—	1	—	—	1

Betrachten wir zunächst die Vertikalreihen; sie haben, wie zu erwarten war, alle ihren Hauptgipfel auf 14, die meisten dazu noch Nebengipfel auf 12 und 16. Von speziellem Interesse sind für uns nur die Kurven 7 und 5, deren Bestimmungszahlen einzig nicht beiden Reihen angehören. Und diese beiden sprechen nun in der Tat ganz in gleichem Sinne, wie wir ähnliches bei den Hauptdolden fanden. Die „reine Trientaliszahl" 7 besitzt eine Variationskurve für die Hüllblätter, die fast ebenso rein zum Trientalistypus gehört, fast symmetrisch mit einem Gipfel auf 14. (Fig. 5.)

So wenig wir bei den vorwiegend dem Fibonaccitypus entsprechenden Kurven der Hauptdolden, bei Trientaliszahlen ein Verschwinden des 16er Gipfels fanden, so wenig werden wir nun bei den mehr dem Trientalistypus angehörenden Kurven der Nebendolden, bei Fibonaccizahlen, ein Verschwinden des 14er Gipfels erwarten dürfen. Die, verglichen mit den Vertikalreihen 4, 6 und 7, bedeutende Herabdrückung des Gipfels auf 14 in der 5er Reihe, und das deutliche Wiederhervortreten des 12er und 16er Gipfels, zeigt uns genugsam, daß in der Tat hier noch ein Gipfelgesetz hineinspielt, das in der 7er Reihe fast vollständig zurücktritt.

Die Horizontalreihen stimmen, soweit sie überhaupt herangezogen werden dürfen, zu den bisher entwickelten Anschauungen ebenfalls genügend.

Die 12er Horizontale hat zwei, wenn auch nicht hohe Gipfel, auf 1 und 5, kann überhaupt ihrem ganzen Verlauf nach ebensogut zum einen wie zum andern Typus gehören.

Ähnliches gilt für die 13er Horizontale mit ihren beiden Gipfeln auf 6 und 3. Doch ist hier, namentlich im Vergleich zur folgenden Reihe, hervorzuheben das relativ starke Zurücktreten der Frequenz auf 7 und 4, den beiden Hauptzahlen der Trientalisreihe, sodaß also der Fibonaccizahl 13 entsprechend in der Tat diese Reihe deutlich Fibonaccicharakter trägt.

Wie wir erwarten, weist dafür die 14er Horizontale sozusagen reinen Trientalistypus auf: Hauptgipfel auf 7, erste Nebengipfel auf 4, beides Hauptzahlen dieser Reihe.

15 ist Mischtypus. Die 16er Horizontale endlich weist, trotz der geringen Anzahl, mit ihren zwei Erhebungen auf 6 und 8 und der Depression auf 7 entschieden wieder auf den Fibonaccitypus hin.

Das Resultat dieser Vergleichung stimmt also vollständig überein mit dem, was wir oben für diese Korrelationen bei den Hauptdolden gefunden haben, nur daß hier der Trientalischarakter der Kurven vorherrscht.

Aus den Zahlenreihen der übrigen Korrelationstabellen läßt sich, wie schon ausgeführt, nur weniges ablesen. Folgendes mag angeführt sein: Die Variationskurve für die Gesamtzahl der Blüten an Dolden mit 14 Hüllblättern besitzt deutliche Gipfel auf 51, 54, 49, 46/47, 59, weist also den Trientalcharakter (47 und 58) etwas deutlicher aus als die Gesamtkurve; in der 13er Horizontale

dagegen, die eine sehr starke Depression auf 47 besitzt, ist er noch mehr vermischt.

Beachten wir endlich die „Vertikalreihen“, d. h. die Variation der Hüllblätter für eine bestimmte Anzahl von Blüten. Nur vier Reihen seien hier ausgeführt: 42 und 55 mit Fibonaccizahlen als Bestimmungszahlen, 47 und 58 mit Trientaliszahlen als Bestimmungszahlen. Die gefundenen Zahlen sind folgende:

Hülle:	11	12	13	14	15	16
Reihe:						
42	—	7	3	4	—	—
47	1	5	2	8	1	1
55	—	3	2	8	3	2
58	—	2	2	6	—	1

Einzig zur Trientaliszahl 58 gehört eine eingipflige Kurve, die mit dem Gipfel auf 14 den entsprechenden Typus repräsentiert. Ebenso entsprechen die Reihen 47 und 42 den von uns zu stellenden Anforderungen, während allerdings 55 nicht stimmt. Doch darf uns das bei so kleinen Zahlen weiter nicht wundern; es genügt vollständig, wenn die Korrelationstabelle als Ganzes keinen direkten Widerspruch mit unseren aus beweiskräftigeren Zahlen abgeleiteten allgemeinen Annahmen ergeben.

Auch die letzte Korrelationstabelle (Zwitterblüten zu Gesamtzahl der Blüten) ergibt dieses Resultat.

III. Ergebnisse.

Im vorstehenden habe ich versucht, das von mir ausgezählte Material nach allen Richtungen zu beleuchten, um dabei namentlich die Vielgifligkeit der Kurven und ihre Abweichungen vom Fibonaccitypus durch Herbeiziehen eines zweiten „Gipfelgesetzes“ aufzuklären. Ich bin mir wohl bewußt, daß dieser Versuch zur Zeit, solange nicht an andern Pflanzen ähnliches Verhalten nachgewiesen ist, keine großen Ansprüche machen kann auf eine wirkliche Lösung. Immerhin hielt ich es für richtiger, nicht nur die trockenen Zahlen aufzuführen, sondern trotz aller Schwächen, die der gegebenen Erklärung noch anhaften, die Unterordnung des gefundenen unter ein allgemeineres Prinzip zu versuchen, das nun allerdings noch der Bestätigung durch weitere Untersuchungen bedarf.

In diesem eingeschränkten Sinne sollen also auch die folgenden resumierenden Schlußsätze aufgefaßt werden:

1) Die Anzahl der Hüllblätter, Zwitterblüten und die Gesamtzahl der Blüten der Dolden von *Astrantia major* variieren unter Bildung von ein- oder mehrgipfligen Variationskurven, deren Gipfel auf den Haupt- und Nebenzahlen der Fibonacci- und Trientalisreihe liegen.

2) Bei den Kurven der Hauptdolden überwiegt der Fibonaccicharakter, bei denen der Nebendolden der Trientalischarakter.

3) Zwischen der Anzahl der einzelnen Organe zeigt sich eine Parallelvariation.

4) Betrachtet man in einer Korrelationstabelle nur einzelne Reihen, so ergeben sich reinere Kurven, und je nachdem die „Bestimmungszahl" der einen oder andern Reihe angehört, entsprechen diese mehr dem Fibonacci- oder Trientalistypus.

Nachtrag.

Die vorstehende kleine Arbeit war bereits vollendet, als ich auf eine Publikation von Dr. J. Perriraz; Variations chez *l'Astrantia major* (Bulletin de la Société vaudoise des Sciences naturelles. 5e S. Vol. XLIII. No. 159. Lausanne 1907) aufmerksam gemacht wurde. Der Verfasser dehnte seine Untersuchungen auch auf die vegetativen Teile der Pflanze aus, behandelt aber in seiner Publikation nur die Hüllblätter der Haupt- und Nebendolden ausführlicher, namentlich auch in mathematischer Beleuchtung, auf welches Gebiet ich ihm nicht zu folgen gewillt bin. Von Interesse für mich waren dagegen die Zahlen für die Variation der Hüllblätter, die nach vier verschiedenen Standorten, ebenso nach Haupt- und Nebendolden auseinandergehalten, sich leicht mit meinen Kurven vergleichen ließen. Dieser Vergleich gab folgendes auffällige Resultat:

Mit meinen Ergebnissen stimmen vollständig überein die Zählungen vom Standort: Les Grangettes. Die Hauptdolden (466 Zählungen) ergaben eine eingipflige Variationskurve mit hohem Gipfel auf 16, die Nebendolden (3997 Zählungen) eine ebensolche mit Gipfel auf 14, steil abfallend nach rechts, langsamer nach links. Ebenso ergibt sich eine ordentliche Übereinstimmung für den Standort La Forclaz: Hauptdolde (450) eingipflige Kurve mit Gipfel auf 16. Nebendolden (3191) eingipflige Kurve Gipfel auf 12 und sehr scharfe Knickung auf 14.

Dagegen weichen die beiden anderen Standorte bedeutend ab von meinen Resultaten. Station du Sépey: Hauptdolden (475) eingipflige Kurve Gipfel auf 15, Nebendolden (1884) eingipflig mit Gipfel auf 13 (!), dazu allerdings eine scharfe Knickung auf 14. — Station de Chaussy: Hauptdolden (478) eingipflige Kurve mit Gipfel auf 17, die Frequenz von 16 aber nur um zwei Einheiten überragend; Nebendolden: Eingipflige Kurve, Gipfel auf 13.

Für die Variation der Zwitterblüten- und Gesamtblütenzahl gibt Perriraz leider keine Zahlen an; immerhin dürften die angeführten teilweisen Übereinstimmungen und teilweisen Abweichungen zu weitern Untersuchungen in andern Gegenden noch mehr Anregung geben.

St. Gallen, November 1907.

Zur vergleichenden Anatomie des Zentralzylinders der Papilionaceen-Keimwurzel.

Von

Erich Petersen, Kiel.

Die bisher vorliegenden Resultate der Wurzelanatomie haben gezeigt, daß bei einer gewissen Gleichartigkeit doch bemerkenswerte Unterschiede sowohl zwischen einzelnen Arten einer Gattung wie zwischen einzelnen Gattungen einer Familie zu Tage treten können. Es wäre nun von besonderem Interesse, zu untersuchen, inwieweit solche Verschiedenheiten bei den Keimwurzeln, und zwar schon im primären Wachstumsstadium, innerhalb einer Pflanzengruppe vorkommen. Allerdings sind die Lebensbedingungen, unter denen sich die Keimung abspielt, verhältnismäßig gleichförmig. Ebenso herrscht im ganzen anatomischen und morphologischen Aufbau bei den Keimpflanzen eine gewisse Gleichförmigkeit. Beides sind Umstände, die inbezug auf die anatomische Struktur der Keimwurzeln weitgehende Differenzen nicht erwarten lassen. Auf der anderen Seite ist ein Vergleich zwischen den jungen Keimwurzeln insofern leicht durchführbar, als Unterschiede, wie sie sich im späteren Alter zwischen den Wurzeln einer und derselben Pflanze bemerkbar machen können — eine Erscheinung, auf die Tschirch (20) zuerst hingewiesen und als Heterorhizie beschrieben hat —, hier gänzlich in Wegfall kommen[1]).

In dieser Arbeit soll nun ein Vergleich zwischen den am Ende des primären Stadiums befindlichen Keimwurzeln der Papilionaceen angestellt werden, wobei jedoch im Wesentlichen nur der Zentralzylinder berücksichtigt werden wird.

Die Wahl dieser Pflanzengruppe erschien insofern vorteilhaft, als das Vorkommen von primären Bastfasern und von Calciumoxalat-Kristallen in den Keimwurzeln mehrerer Papilionaceen bekannt war. Namentlich die erste dieser beiden Eigenschaften,

[1]) Neuerdings hat Wildt (25) die Heterorhizie auf künstliche Weise auch in den Keimwurzeln hervorrufen können, ein Beweis, daß sie — zum Teil wenigstens — auf äußeren Faktoren beruht.

durch die sich diese Familie vor den meisten anderen auszeichnet, versprach ein wichtiges Unterscheidungsmerkmal zwischen einzelnen Gattungen bezw. Arten abzugeben. Primäre Bastfasern in der Wurzel finden sich übrigens außer bei den drei Gruppen der Leguminosen nach den bisherigen Untersuchungen nur in wenigen Fällen, so bei den Malvaceen (22), mehreren Cycadeen (16), bei Anona und Celtis (17), während sie in den Wurzeln der Monocotylen und Kryptogamen nie vorkommen (22).

Von ähnlichen vergleichend anatomischen Wurzeluntersuchungen, in denen die Papilionaceen berücksichtigt werden, kommen nur die Arbeiten von van Tieghem (21) und Lohrer (12) in Betracht. Während ersterer die noch im primären Altersstadium befindlichen Wurzeln ziemlich ausführlich beschreibt, von einem Vergleich aber absieht, legt Lohrer zwar das Hauptgewicht auf den Vergleich der verschiedenen Wurzeln, berücksichtigt dafür aber sehr wenig das primäre Stadium. Die Zahl der untersuchten Pflanzen ist in beiden Arbeiten außerdem gering. Ein eingehenderes Studium auf Grund eines reichlichen Untersuchungsmaterials erschien deshalb nicht unangebracht.

Der vorliegenden Arbeit liegt eine Untersuchung von 139 Arten zugrunde, die sich auf 49 Gattungen verteilen.

I. Allgemeiner Teil.

Eine notwendige Vorbedingung für den Wert der Arbeit inbezug auf die Vergleichbarkeit der Wurzeln war eine gleichförmige Behandlung derselben. Es wurde stets ein ganz bestimmtes Altersstadium zur Untersuchung und zum Vergleich herangezogen, und zwar die Zeit des Einsetzens der Kambiumtätigkeit, also ein Stadium, in dem der primäre Bau der Wurzel als abgeschlossen zu betrachten ist. Da nun aber gerade in dieser Wachstumsperiode oft neue Charaktere auftreten, so erschien es notwendig, auch etwas jüngere und ältere Stadien mit zu berücksichtigen. Es ist jedoch auch nicht gleichgiltig, wo die Querschnitte — nur solche werden hier zum Vergleich dienen, Längsschnitte wurden nur in seltenen Fällen ausgeführt — angebracht werden. In unmittelbarer Nähe des Hypokotyls erscheinen sie meist wesentlich anders als weiter von diesem entfernt, indem am basalen Ende der zentrale Raum zwischen den Gefäßgruppen stets größer ist als in der ganzen übrigen Wurzel, und der Übergang derselben in das hypokotyle Glied sich auch auf andre Weise äußern kann (6 und 10), worauf noch zurückzukommen sein wird. Für die vorliegende Untersuchung wurde deshalb diese Übergangszone für die Anfertigung von Wurzelquerschnitten sorgfältig vermieden. Letztere wurden stets etwa im mittleren Drittel der Wurzellänge ausgeführt, jedenfalls auch nicht in zu großer Nähe oder gar innerhalb der Streckungszone der Wurzel. Bis zum Eintritt der Kambiumtätigkeit in jener

mittleren Region war im allgemeinen ein Alter der Keimlinge von ein bis zwei Wochen erforderlich.

Vor allem aber handelte es sich darum, festzustellen, ob ein direkter Einfluß des Mediums schon auf diese jungen Keimpflanzen stattfinde oder nicht, d. h. ob ein verschiedener Wassergehalt des Bodens, worauf es uns hier nur ankommt, in dem Bau der Keimwurzeln einer und derselben Pflanzenart Unterschiede hervorruft. Daß die Wurzeln der in Wasser, feuchter und trockener Erde sich entwickelnden Keimlinge einer Pflanze charakteristische Unterschiede aufweisen, ist u. a. von Constantin (5), Mer (13) und Perseke (14) nachgewiesen worden. Diese Untersuchungen beschäftigen sich jedoch, wenigstens teilweise, vielleicht sogar ausschließlich, mit älteren Wurzeln als sie hier benutzt wurden. Sie zeigen, daß, abgesehen von einigen äußeren Eigentümlichkeiten, im Wasser gewachsene Wurzeln eine Reduktion des Zentralzylinders, meistens auch eine Verringerung der Rinde, vor allem aber eine kleinere Zahl von Gefäßen, weniger Mark und Bast aufweisen als solche, die in Erde gewachsen sind, daß aber auch ganz allgemein sehr feuchtes Erdreich ähnliche Wirkungen auf die Wurzel ausübt wie das Wasser allein.

Um nun festzustellen, ob derartige Unterschiede schon bis zu den für die späteren Untersuchungen in Betracht kommenden Altersstadien in den Papilionaceen-Wurzeln auftreten können, wurden mit einer größeren Zahl von Keimlingen aus den verschiedenen Tribus dieser Familie Kontrollversuche angestellt. Von jeder Art wurden einige Exemplare in möglichst trockener, andere in sehr feuchter Erde kultiviert. Es zeigte sich jedoch, daß bis zu dem erwähnten Altersstadium sich noch nirgends wahrnehmbare anatomische Unterschiede innerhalb des Zentralzylinders bemerkbar machten; auch der Durchmesser desselben blieb bei dem verschiedenen Wassergehalt des Bodens ohne merklichen Unterschied. Trotzdem ist aber stets auf möglichste Gleichartigkeit in den Wachstumsbedingungen der Keimpflanzen Rücksicht genommen worden. Sie wurden zum größten Teil im Winter bei mittlerer Bodenfeuchtigkeit im Gewächshause kultiviert, nur wenige während des Sommers im Freien.

Der **Zentralzylinder** behält trotz seiner bedeutenden Größenunterschiede doch stets ein ziemlich konstantes Verhältnis zum ganzen Wurzelquerschnitt bei, sodaß man aus der Dicke der Wurzel durchschnittlich einen Schluß auf die Größe des Zentralzylinders machen kann. Der Durchmesser des letzteren beträgt etwa den dritten bis fünften, meist ungefähr den vierten Teil des Durchmessers der ganzen Wurzel. Handelt es sich um eine diarche Wurzel, deren Zentralzylinder immer in der Richtung der beiden Gefäßgruppen gestreckt ist, so ist auch meistens der ganze Wurzelquerschnitt mehr oder weniger elliptisch, jedoch stets weniger als der zugehörige Zentralzylinder.

Die Größe des Zentralzylinders schwankt von Gattung zu Gattung und meist auch von Art zu Art. Die Extreme fanden sich bei triarchen Wurzeln. So hatte der Zentralzylinder von

Pisum sativum einen Durchmesser von 540 μ[1]), derjenige von *Anthyllis vulneraria* nur einen solchen von 95 μ. Die Strahlenzahl steht nicht in Beziehung zur Größe des Zentralzylinders, man findet di-, tri- und tetrarche Wurzeln in jeder Größe.

Die Zentralzylinder mit mehr als zwei Gefäßgruppen sind im großen und ganzen kreisförmig, doch finden sich nicht selten Abweichungen. Eine bei einigen tri- und tetrarchen Wurzeln häufig vorkommende Unregelmäßigkeit ist eine Streckung des Zentralzylinders, die in beiden Fällen mit einer ungleichmäßigen Ausbildung der Gefäßgruppen verbunden ist, so bei *Pisum*, *Lathyrus Ochrus* u. a. Ebenso trifft man sowohl bei triarchen wie tetrarchen Wurzeln öfters eine Ausbuchtung des Zentralzylinders vor den Phloemteilen, in anderen Fällen wiederum vor den Gefäßgruppen, an. Je nach der Größe dieser Ausbuchtungen kommt also eine mehr oder weniger drei- resp. vierecksähnliche Form des Zentralzylinders zustande. Sehr deutlich und scheinbar konstant ist eine Hervorwölbung vor dem Phloem bei allen *Phaseolus*-Arten und bei *Vigna*, wo jedoch auch meistens vor den vier Gefäßgruppen kleine Ausbuchtungen vorhanden sind, die aber für die Form des Zentralzylinders von geringerer Bedeutung sind. Nur *Phaseolus multiflorus* macht eine Ausnahme, indem hier umgekehrt die Ausbuchtungen vor den Gefäßgruppen — die später erwähnten „Zwischenstränge“ kommen hier nicht in Betracht — die weitaus größten sind. Deutliche und scheinbar ziemlich regelmäßig vorkommende Ausbuchtungen vor den Gefäßgruppen allein finden sich bei einigen *Dolichos*-Arten, bei *Trigonella coerulea* und vor allem bei *Scorpiurus*.

In geringerem Grade und zugleich weniger regelmäßig kommen diese Eigentümlichkeiten noch in mehreren andern Fällen vor.

Wie schon erwähnt, sind die diarchen Zentralzylinder in der Richtung der beiden Gefäßgruppen gestreckt, wenn auch das Verhältnis zwischen Quer- und Längsdurchmesser bei den verschiedenen Arten und Gattungen sehr verschieden ist. Im allgemeinen gilt die Regel: Je schmäler die Gefäßgruppen und je kleiner und schmäler die Bastfasergruppen sind, desto gestreckter ist der Zentralzylinder und umgekehrt. Ist dieser jedoch sehr klein, so zeigt er eine besonders große Neigung zur Kreisform (*Thermopis montana*, *Genista*). Eine weitere Ausnahme bilden die sehr großen Zentralzylinder von *Lupinus luteus* und *L. angustifolius*, die breite Gefäßgruppen enthalten und doch mehr gestreckt sind als alle kleineren Zentralzylinder anderer Lupinen, obgleich diese fast alle bedeutend schmälere Gefäßgruppen aufweisen. Doch diese größere Streckung der Zentralzylinder der großen Lupinenwurzeln scheint allgemein zu sein, denn auch *Lupinus albus*, *L. Cruckshanksii* und *L. polyphyllus* mit schmalen Gefäßgruppen zeigen eine ebenso große Streckung wie *L. angustifolius* und *L. luteus*.

---

[1]) Die in dieser Arbeit angegebenen, auf die Größe und Form des Zentralzylinders, auf die relative Größe der Gefäß- und Bastfasergruppen, auf die Menge und Weite der Gefäße bezüglichen Zahlen sollen nur Durchschnittswerte angeben, die aber insofern ein gutes Bild von den tatsächlichen Verhältnissen geben, als scheinbar nur geringe Schwankungen vorkommen.

Die **Endodermis**, die, wenn auch nicht zum Zentralzylinder gehörig, hier doch mit berücksichtigt worden ist, zeigt keine besonderen Eigentümlichkeiten. Die Zellen sind alle gleichförmig, von ziemlich regelmäßiger Gestalt und etwas tangential gestreckt. Zellwandverdickungen kommen, von den stets deutlich erkennbaren Caspary'schen Punkten abgesehen, nicht vor.

Im Gegensatz zu den Zellen der Endodermis zeigen diejenigen des nach innen an die Endodermis sich anschließenden **Perikambiumringes** eine Neigung zu radialer Streckung. Wie schon aus der Entwicklungsgeschichte hervorgehen muß, wechseln sie in ihrer Lage mit den Endodermiszellen ab, d. h. die Radialwände der Perikambiumzellen stehen mit der inneren tangentialen, nie mit einer radialen Wand der Endodermiszellen in Verbindung. Das Perikambium läßt sich als ein einschichtiger geschlossener Ring verfolgen, der aber in der Mehrzahl der untersuchten Fälle vor den Gefäßgruppen mehrschichtig wird; eine oder mehrere Zellreihen sind ihm hier nach innen zu angelagert. Entsprechend der Strahlungsrichtung im Zentralzylinder nimmt die Länge dieser Schichten nach außen hin zu, doch reichen sie nur wenig über die Gefäßgruppen hinaus. Beim Beginn des sekundären Wachstums schließt sich bekanntlich der Kambiumring stets durch Tangentialteilung der innersten Schicht des vor den Gefäßgruppen mehrschichtigen Perikambiums; bei ringsum einschichtigem Perikambium treten die vor den Gefäßgruppen befindlichen Zellen zu dieser Zeit ebenfalls in Teilung. Im allgemeinen ist das Perikambium um so vielschichtiger vor den Gefäßgruppen, je größer der Zentralzylinder ist. In sehr kleinen Wurzeln ist es stets einschichtig, andererseits finden sich in großen Wurzeln nie mehr als fünf Schichten, und diese Zahl kommt sogar nur ausnahmsweise vor. In sehr vielen Fällen schwankt die Zahl um eine Zellage bei einer Art, ja selbst bei einer und derselben Pflanze, wenn sie auch ebenso häufig konstant zu sein scheint.

Die Zellen des Perikambiums sind fast niemals vollständig gleichförmig, und zwar würde es sich dann nur um solche Fälle handeln, in denen es auch vor den Gefäßgruppen nur einschichtig ist. Sind nämlich hier mehrere Zellagen vorhanden, so sind die Zellen des erwähnten äußeren, einschichtigen Perikambiumringes stets größer als diejenigen der nach innen zu angelagerten Schichten. Aber auch jener zeigt meist keine Gleichförmigkeit, ob mehrere Zellagen vor den Gefäßgruppen vorhanden sind oder nicht. Hier sind nämlich die Zellen desselben fast immer größer und mehr radial gestreckt als vor den Phloemgruppen. Dieser Größen- und Gestaltsunterschied der Perikambiumzellen ist ganz auffallend bei *Onobrychis viciaefolia,* sehr deutlich auch bei *Ornithopus* und *Scorpiurus.*

Wichtig ist das Perikambium als Ablagerungsort für Calcium-oxalat-Kristalle. Diese finden sich in den untersuchten Papilionaceenwurzeln ausschließlich an zwei Stellen, und zwar einmal in den vor den Phloemteilen befindlichen Perikambiumzellen, sodann noch

in einer an die Endodermis angrenzenden einzelligen Schicht der Rinde. Der erste Ort ist der weitaus häufigste.

Von den Elementen des **Phloems** zeigen auf Querschnitten nur die Bastfasern merkliche Unterschiede, sodaß auch nur auf diese Rücksicht genommen worden ist.

Die Strahlenzahl des Zentralzylinders hat auf das Auftreten der Bastfasern keinen sichtlichen Einfluß. Eine Beschränkung derselben auf die tri- und tetrarchen Wurzeln, wie sie De Bary (1, p. 369) angibt, entspricht nicht den Tatsachen, man findet Bastfasern scheinbar ebenso häufig in diarchen Wurzeln.

Zur Zeit des Beginns der Kambiumtätigkeit sind sie jedoch nicht immer vorhanden. Gerade in dieser Wachstumsperiode sind sie nämlich in sehr vielen Fällen im Entstehen begriffen, sodaß zum Teil auch aus diesem Grunde ein etwas jüngeres und älteres Stadium hat berücksichtigt werden müssen. Es scheint festzustehen, daß auch diejenigen Wurzeln, die beim Beginn der Kambiumtätignoch keine Bastfasern besitzen, je nach Art und Gattung früher oder später nach diesem Zeitpunkte in ihren Phloemgruppen doch Bastfasern aufweisen, die nicht sekundären Ursprungs sind. Es handelt sich also nur um zeitliche Unterschiede, die aber trotzdem als anatomische und auch als systematische Merkmale nicht zu unterschätzen sind.

Die Zahl der Fasern in einer Phloemgruppe wechselt innerhalb weiter Grenzen. Durchschnittlich wächst sie mit der Größe des Zentralzylinders. In kleinen Wurzeln finden sich sehr häufig nur vereinzelte Bastfasern, in großen kann ihre Zahl in einem Phloemteil bis auf ca. 40 steigen *(Pisum)*, meistens sind es jedoch bedeutend weniger. Sie liegen stets an der äußeren Seite des Phloems, dicht an dem dort oft mit Calciumoxalat-Kristallen versehenen Perikambium, von dem sie nur durch einige kleinere Zellen, abgeplattete oder zerdrückte Cribralprimanen, getrennt sind. In jedem Phloemteil sind die Bastfasern, wenn es sich nicht um ganz vereinzelte handelt, zu einer einheitlichen Gruppe vereinigt, die in tri- und tretrarchen Wurzeln oft rundlich, meistens aber etwas tangential gestreckt ist. Eine solche Streckung der Bastfasergruppen ist der länglichen Form des Zentralzylinders entsprechend bei den diarchen Wurzeln besonders groß.

Die Lupinen bilden bezüglich der Bastfasern eine Gruppe für sich. In den meisten Fällen finden sich hier zur Zeit des Einsetzens der Kambiumtätigkeit überhaupt keine Fasern. Wenn sie jedoch vorhanden sind, so handelt es sich immer nur um ganz vereinzelte. Selten steigt ihre Zahl jederseits auf acht bis zehn *(L. angustifolius, L. luteus* und *L. pulchella)*. Sie bilden nie kompakte Gruppen, sondern liegen stets einzeln, an der äußeren Seite des Phloems in tangentialer Richtung verteilt, und unterscheiden sich außerdem von den Bastfasern aller übrigen Papilionaceen durch besondere Eigentümlichkeiten. Sie sind immer auffallend stark abgerundet, meist genau kreisförmig, und wenig verdickt. Vor allem aber zeichnen sie sich durch einen außerordentlich leb-

haften seidenartigen Glanz aus, wie er den Bastfasern anderer Papilionaceenwurzeln nie zukommt.

Verholzungsreaktion zeigen die Bastfasern nur in ganz geringem Grade, zuweilen ist sie überhaupt nicht nachzuweisen.

Eine auffallende Beziehung scheint zu bestehen zwischen den Bastfasern und den wasserleitenden Elementen, insofern, als allgemein gefäßreichen und meist zugleich breiten Gefäßgruppen auch viele Bastfasern entsprechen und umgekehrt.

Was die Zahl der **Gefässgruppen** resp. der Phloemgruppen in den untersuchten Keimwurzeln betrifft, so schwankt sie im allgemeinen nur zwischen zwei und vier. Pentarche und hexarche Wurzeln kommen zwar auch vor, aber nur in seltenen Fällen. So findet man bei *Vicia Faba* gelegentlich eine pentarche, bei *Phaseolus* zuweilen eine pent- oder hexarche Wurzel.

Soweit hier ermittelt werden konnte, besitzt nun, worauf später noch zurückzukommen sein wird, der diarche Bau stets, der tri- und tetrarche nur in einzelnen Fällen Gattungscharakter. Aber auch innerhalb einer Art weist die Diarchie niemals Ausnahmen auf in Form von einzelnen Wurzeln mit höherer Strahlenzahl. Die triarchen und tetrarchen Wurzeln dagegen, vor allem die ersteren, zeigen auch hier keine Konstanz, indem sich bei ihnen immer einzelne Fälle mit abweichender Strahlenzahl finden. Ja, es kann sogar vorkommen, daß die Triarchie und die Tetrarchie — es handelt sich meistens um Schwankungen zwischen diesen beiden Strahlenzahlen — bei einer Art mit gleicher Häufigkeit angetroffen werden, während allerdings im allgemeinen die eine Zahl im Vergleich mit der anderen so häufig angetroffen wird, daß sie sich sofort als die für die Pflanze typische erweist.

Die Größe der Gefäße schwankt sowohl je nach Art und Gattung, als auch in einer einzelnen Gefäßgruppe beträchtlich.

Interessant ist das Verhältnis eines mittelgroßen Gefäßlumens einer Wurzel zum ganzen Zentralzylinder. Es zeigt sich nämlich ganz allgemein, daß kleine Zentralzylinder relativ große Gefäße besitzen und umgekehrt, daß also diese mittlere Gefäßgröße geringeren Schwankungen unterworfen ist als der ganze Zentralzylinder. Ein Beispiel möge dies illustrieren: Der diarche Zentralzylinder von *Lupinus angustifolius* hat einen etwa zwanzigmal so großen Querschnitt als der ebenfalls diarche Zentralzylinder von *Thermopsis montana.* Das durchschnittliche Lumen eines Gefäßes ist jedoch im ersten Falle nur dreimal so groß als im zweiten, sodaß es hier einen sechs- bis siebenmal so großen Teil des Zentralzylinders einnimmt als bei *Lupinus angustifolius*.

Anders steht es mit der Zahl der Gefäße. Diese ist zwar auch von Art und Gattung abhängig, ihr Verhältnis zur Größe des Zentralzylinders ist jedoch derart, daß kleine Wurzeln relativ wenige Gefäße enthalten und umgekehrt, was ja im Hinblick auf die relative Weite derselben verständlich ist. So führen z. B. die kleinen triarchen Wurzeln von *Lotus uliginosus* und *L. corniculatus* nur drei bis vier Gefäße in jeder Gruppe; und doch bilden alle Gefäße zusammen etwa den siebenten Teil des ganzen Zentral-

zylinders, während bei den ebenfalls triarchen, aber sehr großen Wurzeln von *Pisum sativum* in jeder Gruppe durchschnittlich 25 Gefäße vorhanden sind, obwohl die drei Gefäßgruppen hier nur den neunten bis zehnten Teil des Zentralzylinders ausmachen.

Die durchschnittliche Zahl der Gefäße in jeder Gruppe beträgt bei einer mittelgroßen Papilionaceenwurzel etwa acht bis zehn.

Von den bekanntlich in zentripetaler Reihenfolge entstandenen Gefäßen sind in jeder Gefäßgruppe die äußeren, am Perikambium gelegenen, die sog. Vasalprimanen oder Primordialgefäße, kleiner als die nach innen zu sich anschließenden, namentlich bei größeren, gefäßreichen Wurzeln. Die Primordialgefäße zeigen in allen untersuchten Fällen geringere Verholzungsreaktion als die übrigen, zugleich dickwandigeren Gefäße.

Abgesehen von den äußerst kleinen Wurzeln sind die Gefäßgruppen stets in radialer Richtung gestreckt und fast immer nach außen hin etwas verschmälert, durchschnittlich sind sie etwa zweieinhalb- bis dreimal so lang als breit.

Mit der Breite der Gefäßgruppen nimmt die Zahl der Primordialgefäße im allgemeinen zu, und zwar zeigen sie bei schmalen Gruppen eine Tendenz zu radialer Anordnung, während mit zunehmender Breite der Gefäßgruppen ihre Anordnung immer mehr in tangentialer Richtung erfolgt.

Bis kurz vor dem Beginn der Kambiumtätigkeit finden sich nun in allen untersuchten Keimwurzeln die beschriebenen Gefäßgruppen als die einzigen wasserleitenden Elemente, in der Mitte des Zentralzylinders durch ein aus fünf- bis sechseckigen Zellen bestehendes zartes, noch undifferenziertes markartiges Gewebe getrennt. Bevor jedoch die ersten Anfänge des sekundären Wachstums der Wurzel sichtbar sind, zum Teil aber auch etwa gleichzeitig mit ihnen, bemerkt man in diesem zentralen Gewebe die ersten Anfänge von Gefäßbildungen, die dann entweder unmittelbar oder etwas später nach dem Einsetzen der Kambiumtätigkeit vollendet sind und diesen ganzen inneren Raum zwischen den eigentlichen Gefäßgruppen ausfüllen. Bemerkenswert ist nun, daß diese Gefäße nicht aus dem durch mehrere Zellschichten von ihnen entfernten Perikambium hervorgehen können, zumal der Beginn der Differenzierung zum Teil schon im primären Stadium erfolgt. Es sind also keine sekundären Bildungen. Nach dem Orte ihres Vorkommens mögen sie hier als „Zentralgefäße" bezeichnet werden. Sie sind in den allermeisten Fällen bedeutend größer als die Gefäße in den eigentlichen Gefäßgruppen, sodaß ihre Zahl nur gering ist, und in sehr kleinen Wurzeln oft nur ein einziges entsteht.

Die Zentralgefäße finden sich nach dem Einsetzen der Kambiumtätigkeit in der ganzen Länge der Wurzel mit scheinbar konstanter Ausnahme der Übergangszone zwischen dieser und dem Hypokotyl, die jedoch im allgemeinen sehr kurz, selten *(Lupinus albus, L. Cruckshanksii)* von größerer Länge ist und, wie früher erwähnt, für diese Untersuchung nicht in Betracht kommt.

Eine sehr bemerkenswerte Ausnahmestellung nimmt aber *Phaseolus multiflorus* ein. Nach Dodel (6) ist die Übergangszone

hier wie auch bei anderen *Phaseolus*-Arten durch Vorhandensein von „Zwischensträngen", die sich aus dem Hypokotyl in die Wurzel hinabziehen, gut charakterisiert. Während nun aber dieser Verfasser angibt, daß sie stets früher endigen, „als die Wurzel in die Länge zu wachsen aufhört", hat hier immer beobachtet werden können, daß, wenn auch einige vorher blind endigen, andere ebenso weit in die Wurzel hinabreichen, wie die wurzeleigenen Gefäßgruppen. Dementsprechend ist denn auch *Phaseolus multiflorus* die einzige der hier untersuchten Pflanzen, in deren Wurzel, auch wenn sie mehrere Wochen alt und stark sekundär verdickt ist, nirgends Zentralgefäße auftreten.

Als weitere anatomische Merkmale finden sich in den Wurzeln einiger *Dolichos*-Arten und derjenigen von *Arachis hypogaea* mehrere Zellen mit bräunlichem, körnigem Inhalt, die als Gerbstoffschläuche oder Gummigänge anzusehen sind. Das Vorkommen von Gerbstoffschläuchen bei vielen Papilionaceen ist bekannt (10, p. 294), wenn sie auch in der Mehrzahl der Fälle nur in dem oberirdischen Teil der Pflanze vorhanden zu sein scheinen. So sieht man sie z. B. bei *Phaseolus multiflorus* an der Wurzelbasis endigen. Die auch oft durch ihre Größe auffallenden, aber nicht abgerundeten oder verdickten Zellen liegen, von *Arachis* abgesehen, wo sie über den ganzen Wurzelquerschnitt zerstreut sind, in der Phloemgegend, und zwar scheinen sie besonders häufig in der Nähe der beiden tangentialen Enden der Bastfasergruppen vorzugsweise vorhanden zu sein *(Dolichos Lablab)*.

Ferner fanden sich in einzelnen Fällen *(Lathyrus vernus, L. maritimus)* Stärkekörner in größer Menge in der ganzen Wurzel, doch sind wahrscheinlich hier besondere Kulturbedingungen von Einfluß gewesen.

Von besonderem Interesse ist das Auftreten der früher erwähnten **Calciumoxalat-Kristalle.** Sie besitzen überall dieselbe, d. h. wohl variable, aber doch sofort als verschiedene Modifikationen eines Haupttypus zu erkennende Gestalt. Es sind durchschnittlich etwa 20 μ lange und 5 μ breite mit meistens mehreren Knickungen und Einbuchtungen versehene Prismen. Sehr oft findet man auch, daß der Kristall nur einen Knick aufweist, etwa in der Mitte. Es ist demnach sehr wahrscheinlich, daß es sich hier um ein- resp. mehrfache Zwillingsbildungen handelt. Wir haben es jedenfalls mit den bei den Papilionaceen sehr verbreiteten „styloidenförmigen" bis „stäbchenförmigen" Kristallen zu tun, wie sie Solereder ausführlich beschreibt (10, p. 301—302), und wie sie auch von De Bary (1, p. 144 ff.) und Kohl (11) erwähnt werden. Es findet sich nie mehr als ein Kristall in einer Zelle, eine Eigentümlichkeit, wie sie solchen größeren Einzelkristallen von Calciumoxalat allgemein zukommt (1, p. 144 und 8, p. 446). Die Kristalle erscheinen oft schon als kleine kurze Körperchen, während die sie beherbergenden Zellen noch ganz kurz sind, und wachsen dann in die Länge mit der Streckung der Zellen. Bisweilen geht jedoch das Wachstum der Kristalle der Streckung der Zellen voraus, sodaß jene dann in den auf dem Längsschnitt rechteckigen, in der Richtung

der Wurzel gestreckten Zellen mehr oder weniger diagonal angeordnet sind. Diese kristallführenden Zellen bleiben übrigens in vielen Fällen kürzer als benachbarte kristallfreie. Sowohl die in den Perikambiumzellen vor den Phloemteilen als auch die in der an die Endodermis angrenzenden Rindenzellenschicht vorkommenden Kristalle liegen nun nicht etwa regellos zerstreut in beliebigen Zellen, auch kommen sie nie an diesen beiden Orten in jeder Zelle vor, sondern zeigen stets eine charakteristische Anordnung. Es finden sich immer parallel verlaufende, bald kürzere, bald längere, bald wenig, bald wiederum weiter voneinander entfernte mit Kristallen versehene Zellreihen, während die übrigen Zellen keine Kristalle enthalten.

Ob eine Beziehung zwischen Bastfasern und Kristallen in den Papilionaceenwurzeln besteht, läßt sich nicht sicher entscheiden. Daß ganz allgemein die unmittelbare Nähe der Bastfasergruppen ein beliebter Ablagerungsort für Calciumoxalat-Kristalle darstellt, ist bekannt (7, p. 448). Nun findet man allerdings hier in den meisten Fällen, wo Kristalle im Perikambium auftreten, auch gut entwickelte Bastfasergruppen in ihrer Nähe. Indessen kommt es auch sehr oft vor, daß Kristalle schon vor der Ausbildung der Bastfasern im Perikambium vorhanden sind. Die in der Rinde befindlichen Kristalle können wegen ihrer größeren Entfernung von den Bastfasergruppen und des Fehlens einer Beziehung zur Gliederung des Zentralzylinders hier kaum in Betracht kommen.

Da die Papilionaceen kalkliebende Pflanzen sind, so ist das Auftreten der Kristalle zunächst nicht auffällig, zumal das Calciumoxalat eine sehr weite Verbreitung im Pflanzenreich besitzt und in den meisten Pflanzenteilen gefunden worden ist. Merkwürdig erscheint dann nur das Fehlen der Kristalle in einigen, das Vorhandensein derselben in anderen Papilionaceenwurzeln. Daß dieser Unterschied aber durch Verschiedenheit der äußeren Lebensbedingungen, speziell durch den verschiedenen Kalkgehalt des Bodens verursacht sein sollte, ist ganz unwahrscheinlich. So sind z. B. *Anthyllis vulneraria* und *Trifolium* als besonders kalkliebend bekannt (24, p. 75) und besitzen keine derartigen Kristalle in den Wurzeln. Ebensowenig besteht eine bestimmte Beziehung zwischen dem Vorkommen von Kristallen in der Wurzel und dem oberirdischen Teil der Pflanze, was aus den Beobachtungen Borodin's (3) hervorgeht, der in den Blättern mancher Papilionaceen Calciumoxalat-Kristalle fand, in deren Wurzeln keine vorkommen, und umgekehrt. Ferner zeigen die Untersuchungen Caldarera's (4), daß eine solche Beziehung ebenfalls fehlt zwischen den in den Samen und den Wurzeln der Papilionaceen vorhandenen Kristallen. So fand er die Kristalle in den Samen aller *Lupinus*- und *Genista*-Arten, in deren Wurzeln keine vorhanden sind; dagegen fehlten sie in den Samen der Vicieen, in deren Wurzeln sie meist reichlich vorkommen. In anderen Fällen, in denen Kristalle in der Wurzel vorhanden sind, fanden sie sich wiederum auch in den Samen. Übrigens wechselte die Beschaffenheit dieser in den Samen vorgefundenen Calciumoxalat-Kristalle, oft sogar innerhalb einer Gattung. Es

kamen Rosanoff'sche und einfache tafelförmige Kristalle, Sphärite und in einzelnen Fällen auch Drusen vor. Um so auffälliger ist demnach das Auftreten der einen Kristallform in den Wurzeln. Eine Analogie zwischen dem Vorkommen von Calciumoxalat-Kristallen in der Wurzel und in den übrigen Teilen der Pflanze läßt sich also nicht aufstellen.

Wie wir gesehen haben, ist das Vorhandensein dieser Kristalle vom Kalkgehalt des Bodens, innerhalb gewisser Grenzen wenigstens, unabhängig. Trotzdem erschien es nicht uninteressant, ohne auf den physiologischen Wert des Calciumoxalats näher eingehen zu wollen, experimentell zu untersuchen, inwieweit die Kristallbildung durch Wasserkulturen mit verschiedenem Kalkgehalt beeinflußt werden kann. Zu diesem Zwecke wurden drei Parallelkulturen von *Pisum sativum* angesetzt, einer Pflanze, in deren Wurzel die Kristalle reichlich vorhanden sind. Die Keimlinge wurden teilweise in gewöhnlichem Leitungswasser, zum Teil in mit Calciumsulfat versetztem Leitungswasser, zum Teil schließlich in chemisch reinem Wasser kultiviert. Die beiden ersten mehrfach wiederholten Versuche zeigten, in den ersten drei Wochen des Wachstums wenigstens, gar keinen Unterschied in der Menge und Größe der Kristalle. Ein Überschuß von Calcium hatte demnach keinen Einfluß auf die Kristallbildung. Die dritte Versuchsreihe erforderte natürlich besondere Sorgfalt, da es sich hier darum handelte, jede Spur von Calcium von der Wurzel fernzuhalten. Als Kulturflüssigkeit wurde doppelt, das zweite Mal mit besonderen Vorsichtsmaßregeln destilliertes Wasser benutzt. Um sicher zu sein, daß weder aus den Wandungen der zum Versuche benutzten zirka zwei Liter fassenden Glasgefäße, noch aus den zur Befestigung der Keimlinge dienenden durchlöcherten Zinkdeckeln Calcium enthaltende Partikelchen in das Wasser resp. an die Keimwurzel gelangten, wurden alle Teile, mit denen das Wasser und die Keimlinge in Berührung kamen, mit Paraffin überzogen. Die Samen wurden in dem gleichen sorgfältig destillierten Wasser angekeimt und außerdem von ihrer Samenschale befreit. Wie übrigens in den ersten beiden Versuchen, so wurden auch hier die Wurzeln stets gegen Licht geschützt. Es zeigte sich nun in den letzteren fünf- bis sechsmal wiederholten und jedesmal mit fünfzehn bis zwanzig Keimlingen angestellten Versuchen, daß nach sechstägiger Kultur die Wurzeln weniger Kristalle enthielten als gleichaltrige im Leitungswasser, wenn auch der Unterschied zuweilen nur gering war. Wie dort, so entstanden auch hier die Kristalle zuerst an der Basis der Wurzel und breiteten sich von hier aus nach unten hin aus. Bei den im destillierten Wasser gewachsenen Wurzeln entfernten sie sich jedoch nie so weit von der Basis, wie bei denjenigen im Leitungswasser und waren oft auch etwas kleiner und spärlicher als hier. Nach dreizehntägigem Wachstum hatten sich die erwähnten Unterschiede noch mehr gesteigert. Während die Kristalle meist nur in der oberen Hälfte der im destillierten Wasser kultivierten Wurzeln zu finden waren, konnte man sie bei den im Leitungswasser gewachsenen bis in die Nähe der Wurzelspitze verfolgen. Übrigens

war das Wachstum der Wurzeln im destillierten Wasser und im Leitungswasser in den ersten acht Tagen gleich, erst späterhin trat eine immer mehr zunehmende Differenz zu Gunsten der letzteren ein. Wichtig ist nun, daß ein Unterschied in der Kristallbildung bereits vorhanden war, als die Wachstumsdifferenz anfing, sich bemerkbar zu machen, sodaß es feststeht, daß er — teilweise wenigstens — unabhängig ist von der Wachstumsintensität der Wurzel. Ferner zeigte sich, daß die Keimlinge auch ohne äußere Kalkzufuhr imstande waren, Calciumoxalat in ihren Wurzeln zu bilden. Das dazu erforderliche Calcium muß also notwendigerweise aus den in den Kotyledonen gespeicherten Reservestoffen stammen. Hier mag noch erwähnt werden, daß Belzung (2) das Vorkommen von „flüssigem Calciumoxalat" in den Samen von *Lupinus albus* nachgewiesen hat und es als einen Reservestoff ansieht, der bei der Keimung verbraucht wird, da er es in den Keimwurzeln nicht mehr finden konnte. Besonders hervorzuheben ist, daß die kristallarmen Wurzeln von Kulturen im destillierten Wasser an älteren Stellen noch reichlich Kristalle bildeten, wenn man sie in Leitungswasser überführte. Nach fünf- bis sechstägigem Verweilen in diesem zeigten die dann zwölf bis vierzehn Tage alten Wurzeln den gleichen Kristallreichtum wie solche, die von Anfang an hier gewachsen waren.

Obwohl es nicht zum eigentlichen Thema gehört, möge hier doch ganz kurz auf die in vielen Fällen mituntersuchten **Seitenwurzeln erster Ordnung** eingegangen werden.

Das inbezug auf Ort und Zeit der Untersuchung für die Keimwurzel Gesagte gilt auch hier; es wurden jedoch, wenn nichts anderes erwähnt wird, nur die unterhalb der Übergangszone zwischen Hypokotyl und Wurzel entspringenden Seitenwurzeln berücksichtigt.

Der Querschnitt des Zentralzylinders ist bei den Seitenwurzeln immer kleiner als bei der zugehörigen Keimwurzel. Dieser Größenunterschied wechselt jedoch, und zwar in der Weise, daß meistens großen Keimwurzel-Zentralzylindern relativ kleine Seitenwurzel-Zentralzylinder entsprechen und umgekehrt.

Die Mutterwurzeln tragen bekanntlich über jeder Gefäßgruppe eine Reihe von Seitenwurzeln. Eine Ausnahme bilden nur, wie van Tieghem (23) zuerst nachgewiesen hat, und wie auch hier bestätigt werden konnte, die diarchen Wurzeln, wo äußerlich meist auch über jeder Gefäßgruppe eine Reihe von Seitenwurzeln vorhanden zu sein scheint, wo es sich tatsächlich aber um vier Reihen handelt, von denen nur je zwei einander sehr genähert sind.

Im allgemeinen sind die Seitenwurzeln einer Keimwurzel in den untersuchten jungen Stadien als anatomisch gleichwertig zu betrachten und stellen im großen und ganzen ein verkleinertes Abbild derselben dar. Doch kommen in beiden Beziehungen bemerkenswerte Ausnahmen vor, bei *Phaseolus, Vigna* und *Dolichos* finden sich nämlich stets zweierlei Seitenwurzeln, am basalen Ende der Keimwurzel lange, kräftige, meist ziemlich horizontal ausge-

breitete, unter dieser Zone dagegen nur kurze, zarte[1]). Doch auch die Ähnlichkeit in der anatomischen Struktur zwischen Keimwurzel und Seitenwurzeln ist nicht immer vorhanden. Diarche Keimwurzeln führen zwar stets auch diarche Seitenwurzeln (vergl. die untenstehende Anmerkung). Die entsprechende Übereinstimmung besteht meistens auch bei tetrarchen Keimwurzeln, jedoch kommen hier scheinbar immer Ausnahmen vor. Bei den triarchen Keimwurzeln dagegen sind die Verhältnisse so sehr variabel, daß man nur in seltenen Fällen einigermaßen regelmäßig auch triarche Seitenwurzeln findet; in den meisten Fällen sind diese abwechselnd tri- und tetrarch, seltener scheinbar ausschließlich tetrarch, zuweilen kommen auch einzelne diarche Seitenwurzeln vor.

Bastfasern sind gewöhnlich in relativ geringerer Zahl in den Seitenwurzeln als in den zugehörigen Keimwurzeln vorhanden. In sehr vielen Fällen führen erstere gar keine Fasern zur Zeit des Beginnes der Kambiumtätigkeit, auch wenn sie in der Keimwurzel zu dieser Zeit vorhanden sind. Später jedoch treten sie auch in den Seitenwurzeln, wenigstens in den daraufhin untersuchten Fällen, auf.

Die für die Keimwurzeln der Lupinen charakteristischen stark glänzenden Bastfasern finden sich auch in den zugehörigen Seitenwurzeln, und zwar treten sie hier meistens früher auf und sind zugleich weitlumiger, was bei der Kleinheit der Seitenwurzeln besonders auffällt.

Die Zentralgefäße, die ausnahmslos in den Seitenwurzeln angetroffen werden, entstehen hier im allgemeinen früher als in der Keimwurzel. Sehr oft sind sie beim Eintritt des sekundären Wachstums voll ausgebildet, was, wie wir gesehen haben, in der Keimwurzel nie der Fall ist.

Die Schichtenzahl des Perikambiums vor den Gefäßgruppen ist, der geringeren Größe der Seitenwurzeln entsprechend, hier meistens kleiner als in der zugehörigen Keimwurzel. Ferner sind die dort meist bestehenden Unterschiede in der Größe und Gestalt der Perikambiumzellen in den Seitenwurzeln nur selten wahrnehmbar.

Bezüglich des Auftretens der Calciumoxalat-Kristalle besteht dagegen die größte Übereinstimmung zwischen Keimwurzel und Seitenwurzel. Nur wenn sie in jener vorhanden sind, trifft man sie auch in dieser, und zwar dann an der entsprechenden Stelle. Auch handelt es sich in beiden Fällen um dieselbe Kristallform.

Diese Übereinstimmung ist inbezug auf die Gerbstoffschläuche nicht vorhanden.

Zu erwähnen ist schließlich noch eine oft bei tetrarchen Seitenwurzeln vorkommende Neigung zur bilateralen Symmetrie,

---

[1]) Am basalen Ende der Keimwurzel von *Lupinus albus* innerhalb der bereits erwähnten „Übergangszone" fanden sich zuweilen zwischen den normalen zwei Doppelreihen noch einzelne andere Seitenwurzeln, die in größerer Zahl dadurch hervorgerufen werden konnten, daß man die untere Hälfte der noch jungen Keimwurzel abschnitt und letztere dann weiter wachsen ließ. Diese Seitenwurzeln waren ziemlich zart und im Gegensatz zu den übrigen, die alle diarch waren, ganz unregelmäßig gebaut, meist tri- und tetrarch.

wie sie fast regelmäßig bei den großen Seitenwurzeln der *Phaseolinae (Phaseolus, Dolichos, Vigna)* zu beobachten ist. Der Zentralzylinder ist in solchen Fällen mehr oder weniger oval, und zwar verläuft die längere Achse desselben bei der Einmündung in die Keimwurzel in der Richtung der letzteren, sodaß es sich um eine vertikale Abplattung handelt. In derartigen Seitenwurzeln sind denn auch zwei gegenüberliegende Gefäßgruppen länger und kräftiger entwickelt als die beiden anderen, ja, es kann sogar vorkommen, daß diese fast vollständig schwinden, wie es bei den kleinen Seitenwurzeln der erwähnten *Phaseolinae* oft zu beobachten ist.

Wir wenden uns nun der Frage zu, inwieweit die gefundenen anatomischen Unterschiede der Keimwurzeln auch von **systematischer** Bedeutung sind. Bei der kleinen Zahl der untersuchten Pflanzen kann nun allerdings auf ein abschließendes Resultat nicht Anspruch gemacht werden. Soviel läßt sich jedoch schon ersehen, daß, wenn auch die Wurzeln der einzelnen Arten und Gattungen, ja, sogar einzelner Tribus, charakteristisch gebaute Zentralzylinder besitzen, doch so viele Unregelmäßigkeiten und Ausnahmen vorkommen, daß von einem Parallelismus zwischen dem anatomischen Bau des Zentralzylinders der Keimwurzel und der systematischen Einteilung nicht die Rede sein kann; wie es übrigens von vornherein auch kaum anders zu erwarten war.

Zur Unterscheidung aber verschiedener Pflanzen kann der Bau des Zentralzylinders ihrer Keimwurzeln in vielen Fällen sehr wohl verwendet werden. Am leichtesten und in den meisten hier untersuchten Fällen durchführbar ist natürlich eine Unterscheidung zweier Arten, wegen der großen Zahl von Merkmalen, die hierzu benutzt werden können. Doch soll hierauf an dieser Stelle nicht näher eingegangen werden; man vergleiche die Artbeschreibungen im speziellen Teil.

Für die Unterscheidung verschiedener Gattungen oder gar einzelner Tribus kommen nur wenige Merkmale in Frage, und zwar vor allem die verschiedene Strahlenzahl, aber auch das Vorkommen von Kristallen und das Vorhandensein von Bastfasern beim Beginn der Kambiumtätigkeit.

Festzustehen scheint, daß in mehreren Fällen die Zahl der Strahlen bei den einzelnen Arten einer Gattung konstant ist, was für die Diarchie stets zu gelten scheint *(Lupinus, Genista, Ononis, Spartium, Cytisus)*; die Tetrarchie ist scheinbar nur in wenigen Fällen für eine ganze Gattung durchgängig *(Cicer, Phaseolus, Dolichos, Vigna)*, die Triarchie wahrscheinlich noch seltener *(Melilotus, Scorpiurus, Ornithopus)*. Sehr oft wechselt aber auch die Strahlenzahl von Art zu Art, wobei es sich meistens um die Triarchie und die Tetrarchie handelt *(Medicago, Trigonella, Anthyllis, Lotus)*. Wenn auch, wie es bei *Lathyrus* und *Vicia* der Fall ist, oft eine bestimmte Strahlenzahl überwiegen mag, so kann diese natürlich doch nicht als Gattungsmerkmal benutzt werden.

Andererseits scheint wiederum eine bestimmte Zahl von Strahlen für eine ganze Tribus charakteristisch zu sein, und zwar die Diarchie für die Genisteen und die Tetrarchie für die Phaseoleen.

Im Anschluß hieran möge auf eine interessante Tatsache hingewiesen werden: Bekanntlich (15) ist die zu den Trifolieen gehörige Gattung *Ononis* durch ihre verwachsenen Staubgefäße in die nächste Verwandtschaft der Genisteen zu bringen. Nun weisen die Keimwurzeln der *Ononis*-Arten alle im Gegensatz zu den übrigen Trifolieen einen diarchen Bau auf und lassen also offenbar die Verwandtschaft mit den stets diarchen Genisteen auch dadurch zum Ausdruck kommen.

Ferner hat das Auftreten der früher beschriebenen Calciumoxalat-Kristalle einen gewissen systematischen Wert. Sie fehlten immer in den diarchen Wurzeln und somit also bei den Genisteen; aber auch bei den Podalyrieen, Trifolieen und Galegeen (mit Ausnahme von *Psoralea)* kamen sie nicht vor.

Kristalle im Perikambium fanden sich bei den Vicieen, Loteen und Hedysareen, jedoch nicht in allen Gattungen, unter den Hedysareen sogar nur bei einer einzigen. Aber auch die einzelnen Arten einer Gattung verhalten sich oft verschieden.

Das Vorkommen von Kristallen in der an die Endodermis angrenzenden einzelligen Rindenschicht ist eine ausgesprochene Eigenschaft der *Phaseolinae (Phaseolus, Dolichos, Vigna),* doch fanden sie sich auffälligerweise unter den Hedysareen bei allen *Scorpiurus*-Arten und unter den Galegeen bei *Psoralea bituminosa,* sonst nirgends. Ein verschiedenes Verhalten einzelner Arten innerhalb einer Gattung zeigte sich nur bei *Dolichos,* wo zwei Arten keine Kristalle enthielten.

Daß übrigens diese eigenartige Verteilung der Kristalle konstant zu sein scheint, geht daraus hervor, daß Monate alte Wurzeln keine Kristalle enthielten, wenn diese in jungen Stadien nicht vorhanden gewesen waren, und umgekehrt.

Schließlich kann auch noch das Vorhandensein von Bastfasern und eventuell auch die Menge derselben beim Beginn des sekundären Dickenwachstums in einigen Fällen ein Unterscheidungsmerkmal zwischen einzelnen Gattungen abgeben. Die Bastfasern kommen in allen Tribus vor, am häufigsten und reichlichsten in den ziemlich großen Wurzeln der Vicieen und Phaseoleen, als festes Gattungsmerkmal scheinen sie jedoch nur höchst selten angesehen werden zu können *(Spartium, Pisum, Phaseolus)*.

Zu erwähnen ist noch, daß die seidig glänzenden Bastfasern der Lupinen, wenn sie auch nicht bei jeder Art auftreten, doch insofern für diese Gattung charakteristisch sind, als sie bei keiner anderen vorkommen.

Es erhebt sich nun die Frage, ob gewisse Merkmale im Zentralzylinder der Keimwurzeln **biologisch** zu deuten sind. Da, wie wir gesehen haben, ein merklicher direkter Einfluß des Mediums auf die für die Untersuchung benutzten Keimwurzeln nicht vorhanden ist, so kann es sich offenbar nur um solche biologische Merkmale handeln, die erblich sind. Derartige Anpassungsmerkmale, die mehr oder weniger auch systematischen Wert besitzen, kommen bekanntlich in mehreren Pflanzenfamilien vor, wie z. B. die Succulenz als Merkmal der Xerophilie bei den Crassulaceen

und Cacteen, die Anpassung an den Aufenthalt im Wasser bei den Najadaceen und Nymphaeaceen.

Derjenige biologische Faktor nun, der nicht nur auf die morphologische, sondern auch auf die anatomische Struktur der Pflanze einen besonders weitgehenden Einfluß hat, ist das Wasser bez. der Wasserverbrauch; unterscheidet man doch in dieser Beziehung xerophile und hygrophile Pflanzen oder Xerophyten und Hygrophyten. Erstere sind im allgemeinen solche Pflanzen, die an trockenen Standorten vorkommen und deshalb mit Vorrichtungen zur Herabsetzung der Transpiration versehen sind; hygrophil nennt man umgekehrt diejenigen, die an besonders feuchten Stellen wachsen, wo auch die Luftfeuchtigkeit meist groß ist, und die eine transpirationsfördernde Organisation besitzen.

Von den Merkmalen nun, die diesen beiden Pflanzengruppen eigen sind und mit den erwähnten verschiedenen Lebensbedingungen in Zusammenhang stehen, kommen inbezug auf die innere Struktur vor allem in Betracht als Zeichen der Xerophilie eine Zunahme der Gefäße und der Bastfasern, nach Warming (24, p. 208) zugleich auch eine Verkleinerung der Gefäße, als Merkmal einer hygrophilen Pflanze umgekehrt ein Zurücktreten dieser Elemente gegenüber den parenchymatischen Geweben.

Es fragt sich nun, ob derartige Unterschiede, wenn auch vielleicht nur andeutungsweise, sich schon im primären Stadium der Wurzel bemerkbar machen.

Unter den hier untersuchten Pflanzen sind nun zwar mehrere typische Xerophyten, dagegen keine direkten Wasserpflanzen, wohl aber solche, die zum Teil auf feuchtem Waldboden, zum Teil auch an offenen Standorten von bedeutender Feuchtigkeit vorkommen und durchaus als hygrophil zu bezeichnen sind.

Diese Beispiele genügen jedoch vollkommen, um das tatsächliche Vorhandensein der erwähnten Eigentümlichkeiten auch in der Keimwurzel festzustellen. Im folgenden mögen nun die Wurzeln einiger Xerophyten einerseits und Hygrophyten andererseits verglichen werden, wobei von Wichtigkeit ist, daß jede Gegenüberstellung wegen gleicher Größe, in den beiden ersten Fällen auch noch wegen der gleichen Strahlenzahl der verglichenen Zentralzylinder besonders gerechtfertigt erschien:

1) Die Wurzeln von *Spartium junceum* und *Spartium scoparium* enthielten beide etwa vierzig Gefäße mit einem durchschnittlichen Lumen von je 90 μ^2 und gut entwickelte Bastfasergruppen. Erstere machten den siebenten, letztere etwa den zwölften, die verholzten Elemente zusammen den vierten bis fünften Teil des Zentralzylinders aus. — Dem gegenüber fanden sich in der Wurzel der hygrophilen *Baptisia australis* nur zirka fünfzehn Gefäße, jedoch von einer durchschnittlichen Weite von 135 μ^2, die nur den vierzehnten bis fünfzehnten Teil des Zentralzylinders einnahmen. Bastfasern waren hier überhaupt nicht vorhanden, sodaß die ganze verholzte Partie des Zentralzylinders einen mehr als dreimal so kleinen Teil desselben bildete als bei den *Spartium*-Arten.

2) Ferner enthielt die Wurzel von *Lupinus angustifolius* zirka vierzig Gefäße, die im Durchschnitt ein Lumen von 260 μ^2 besaßen und zusammen etwa den achten Teil des Zentralzylinders ausmachten. — Dagegen zählte *Lupinus polyphyllus* nur sechzehn Gefäße, die jedoch im Mittel eine Weite von 340 μ^2 besaßen, zusammen aber nur den zehnten bis elften Teil des Zentralzylinders repräsentierten. Bastfasern kamen bei letzterer Pflanze gar nicht, bei ersterer nur in sehr geringer Zahl vor, sodaß sie hier kaum berücksichtigt werden können. Dieses starke Zurücktreten der Bastfasern ist ja, wie wir früher gesehen haben, für alle Lupinen charakteristisch.

3) Es besaß weiter die diarche Wurzel der xerophilen *Cytisus nigricans* fünfundzwanzig Gefäße von durchschnittlich je 105 μ^2 Weite und reichliche Bastfasern. Der Gefäßteil nahm den achten, die Bastfasern den zwölften, beide zusammen den fünften Teil des Zentralzylinders ein. — Vergleichen wir hiermit eine triarche Wurzel eines Hygrophyten, und zwar die von *Lathyrus vernus:* Hier war nur der sechzehnte Teil des Zentralzylinders von Gefäßen erfüllt, deren Zahl nur fünfzehn betrug. Die Weite derselben war etwa dieselbe wie bei *Cytisus nigricans.*

Ähnlich liegen die Verhältnisse bei einer Reihe von anderen Pflanzen.

Was also die Menge der Gefäße und Bastfasern anbetrifft, so sieht man, daß eine Übereinstimmung mit den schon bekannten Tatsachen vorhanden ist. Die beobachtete größere Englumigkeit der Gefäße bei den Xerophyten steht zwar im Einklang mit der erwähnten Angabe Warming's, im Gegensatz jedoch zu den Befunden Freidenfelt's. Dieser Verfasser konnte nach seinen zahlreichen, allerdings nie an jüngeren Keimwurzeln, sondern an Wurzeln älterer Pflanzen vorgenommenen Untersuchungen eine mit zunehmender Xerophilie zunehmende Weite der Gefäße feststellen (7, p. 105). Worauf dieser Unterschied beruht, muß weiteren Untersuchungen überlassen bleiben, zumal eine ausreichende Erklärung für die verschiedene Weite der Gefäße wie für die Verholzung im allgemeinen noch nicht vorliegt.

In diese beiden extremen biologischen Gruppen gehörte jedoch nur ein kleiner Teil der untersuchten Pflanzen hinein. Es kamen sehr viele Wurzeln vor, die nicht von Xerophyten stammten und doch mit xerophilen Wurzeln große Ähnlichkeit besaßen, was aber nicht ohne weiteres als Widerspruch zu den bisherigen Angaben angesehen werden darf, da hier eben ganz besondere Wachstumsbedingungen herrschen. Es handelt sich vor allen Dingen um Pflanzen, die im Boden eine genügende Wassermenge zur Verfügung haben, deren Laub aber der freien Luftbewegung und der Sonnenbestrahlung ausgesetzt ist. Es sind hauptsächlich Wiesenpflanzen oder auch Kletterpflanzen, die in freiliegenden Gebüschen vorkommen und durch ihre Klettertätigkeit ihr Laub der Belichtung und Sonnenbestrahlung auszusetzen wissen, wie z. B. die meisten *Lathyrus-* und *Vicia*-Arten. Hesselmann (9, p. 485) hat nun nachgewiesen, daß allgemein die Pflanzen an sonnenoffenen Stand-

orten außerordentlich viel stärker transpirieren als die Schattenpflanzen, daß also alle transpirationsfördernden Merkmale der letzteren doch nicht imstande sind, die Verdunstung so intensiv zu gestalten, wie es das offene Sonnenlicht trotz der entgegenwirkenden Eigenschaften der Sonnenpflanzen vermag. — Von dem Gesichtspunkte aus, daß eine große Zahl von Gefäßen eine Erleichterung der Wasserzufuhr bedeutet (18, p. 7), kann es daher nicht Wunder nehmen, daß die oben erwähnten Pflanzen gegenüber den Schattenpflanzen sich ähnlich verhalten wie die Xerophyten.

Was nun das Vorkommen von Bastfasern betrifft, so konnte ganz allgemein ein Parallelismus zwischen diesen und den Gefäßen festgestellt werden, indem einer großen Zahl von Gefäßen auch viele Bastfasern entsprachen und umgekehrt. Wie bereits angedeutet wurde, ist die eigentliche Bedeutung derselben, selbst bei den Xerophyten, nicht sicher bekannt. Zu erwähnen wäre vielleicht, daß, unter anderem auch von Freidenfelt (7, p. 107—8), die Ansicht vertreten wird, daß die sklerenchymatischen Gewebe, speziell in der Wurzel, auch als Wasserreservoir in Betracht kommen, was mit der Reichhaltigkeit der Bastfasern in den Wurzeln der Xerophyten in Einklang stehen würde.

Daß nun zwischen den geschilderten drei Pflanzengruppen inbezug auf die anatomische Struktur der Wurzel die verschiedensten Übergänge vorkommen, ist selbstverständlich. Aber auch an Unregelmäßigkeiten und selbst Ausnahmen fehlt es nicht, was ebenfalls durchaus nicht auffallen darf, da jedenfalls noch viele andere Momente den anatomischen Bau der Wurzel mitbedingen, wie z. B. die verschiedene Massen- und Längenentwicklung sowohl des oberirdischen wie des unterirdischen Teils der Pflanze (7, p. 105), und spezifische Eigentümlichkeiten der einzelnen Gattungen und Arten. So war es besonders auffällig, daß *Carmichaelia australis* und *Lathyrus maritimus* hygrophil gebaute Wurzeln besaßen, obwohl doch beide Pflanzen zu den Xerophyten zu rechnen sind.

Ferner zeigten die besonders kleinen Wurzeln wie in anderen Beziehungen so auch hier die größte Gleichförmigkeit; sie scheinen auf biologische Einflüsse kaum zu reagieren.

Auf Vollständigkeit kann natürlich die hier gegebene biologische Einteilung und Charakteristik der Keimwurzeln wegen der Unzulänglichkeit des Untersuchungsmaterials keinen Anspruch machen.

II. Spezieller Teil.

Es folgt hier eine kurze Beschreibung der Zentralzylinder der untersuchten Papilionaceenwurzeln in systematischer Reihenfolge. Dabei handelt es sich stets nur um Querschnitte und, wenn nichts anderes gesagt ist, auch nur um die Keimwurzel selbst. Die angeführten größeren und kleineren Pflanzengruppen gemeinsamen Merkmale gelten immer für jede einzelne der zugehörigen Arten. Auf mehrere im allgemeinen Teil erwähnte Einzelheiten kann hier nicht eingegangen werden.

Die auf Seite 27 beschriebene durchschnittliche Gestalt der Gefäßgruppen dient hier als Vergleichsbasis; sie werden nur dann erwähnt werden, wenn sie merklich anders gestaltet sind. Werden sie als „spitz“ oder „zugespitzt“ angegeben, so soll damit gesagt sein, daß die Zuspitzung besonders groß ist; vorhanden ist sie, von wenigen besonders erwähnten Ausnahmen abgesehen, immer. Ist von einer „länglichen“ Form der Bastfasergruppen die Rede, so ist die tangentiale Streckung derselben in solchen Fällen besonders groß. Der Durchmesser des Zentralzylinders, bei diarchen Wurzeln der Längs- und Querdurchmesser, ist jedesmal in μ angegeben; im letzteren Falle ist noch das Verhältnis der Breite zur Länge, jene gleich 1 gesetzt, hinzugefügt. Wie früher hervorgehoben wurde, handelt es sich hier natürlich nur um gut brauchbare Mittelwerte, was auch von der jedesmal angegebenen Zahl der Gefäße gilt. Unter „Kristallen“ sind stets die früher beschriebenen Calcium-oxalat-Kristalle zu verstehen, die zwei Orte ihres Vorkommens sind kurz als „im Perikambium“ und „in der Rinde“ bezeichnet. Wo sie nicht erwähnt werden, fehlen sie, was auch von den Bastfasern gilt. Von der Ungleichförmigkeit der Perikambiumzellen wird nur die Rede sein, wenn sie besonders deutlich ist. Ebenso werden die Zentralgefäße nur erwähnt, wenn sie sich auffallend früh oder spät bilden. Kristalle sind in den Seitenwurzeln immer vorhanden, wenn sie sich in der zugehörigen Keimwurzel finden, und zwar an den entsprechenden Stellen, sonst nie. Sie werden deshalb bei der Beschreibung der Seitenwurzeln nicht erwähnt.

Alle Pflanzenarten sind auf ihre Richtigkeit hin untersucht worden, entweder mit Hilfe einer Flora oder durch Vergleich mit Herbarmaterial. Nur bei den mit einem Stern (*) bezeichneten Arten war eine solche Kontrolle nicht möglich.

Im folgenden bedeutet: Kw Keimwurzel, Sw Seitenwurzeln (1. Ordn.), eine römische Ziffer die Strahlenzahl der betreffenden Wurzel, Zz Zentralzylinder, Ggr Gefäßgruppen, Gz Zahl der Gefäße in einer Gefäßgruppe, Bfgr Bastfasergruppen, Bf Bastfasern, P Perikambium, Pz Perikambiumzellen, eine hinter „P“ stehende arabische Ziffer die Zahl der Perikambium-Zellschichten vor den Gefäßgruppen, Zg Zentralgefäße.

A. **Podalyrieae.** Soweit untersucht II. Ohne Kristalle und Bf.

Thermopsis: Pz vor den Ggr bedeutend größer und gestreckt.
1) *Th. fabacea* DC.: 100 μ : 120 μ = 1 : 1,2. Gz. 6—7. P 1—2.
2) *Th. montana* Nutt.: Etwas kleiner als 1. Ggr einreihig. Gz 3—4. P 1.

3) *Baptisia australis* R. Br.: 190 μ : 310 μ = 1 : 1,6. Ggr schmal. Gz 8. P 2. Pz überall sehr gestreckt.

B. **Genisteae:** II. Keine Kristalle.

4) **Crotalaria incana* L.: 140 μ : 180 μ = 1 : 1,3. Gz. 7—8. Einzelne Bf. P 1.

Lupinus: Wenn Bf vorhanden, diese immer glänzend, abgerundet, wenig verdickt. Zellen des äußeren P-Ringes überall gleich. — Sw II. Wenn Bf, dieselben wie in d. Kw, aber meist größer.

5) *L. angustifolius* L.: 320 μ : 540 μ = 1 : 1,7. Ggr breit. Gz 20. Wenige Bf. P 3. — 6) *L. luteus* L.: 260 μ : 520 μ = 1 : 2. Ggr sehr breit, sonst wie 5. 7) *L. albus* L.: 335 μ : 640 μ = 1 : 1,9. Ggr lang, schmal. Gz 30. Sehr selten einzelne Bf. P 3. Zg spät. 8) **L. Cruckshanksii* Hook: 280 μ : 460 μ = 1 : 1,65. Übergangszone sehr weit in die Wurzel hinabreichend. Ggr schmal. Gz 25. Einzelne Bf. P meist 2, seltener 3. — 9) *L. polyphyllus* Lindl.: 280 μ : 540 μ = 1 : 1,93. Ggr schmal, einreihig. Gz 8. Erst nach dem Beginn des sek. Wachstumes einzelne Bf. P 2, selten 3. — Die Zz der übrigen untersuchten *Lupinus*-Arten: 10) **L. elegaus* H. B., 11) *L. hirsutissimus* Benth., 12) **L. pulchellus* Sweet., 13) **L. subcarnosus* Hook., 14) **L. nanus* Dougl., 15) *L. arboreus* Sims., 16) **L. Barkeri* Lindl., 17) **L. Blaschkeanus* Fisch. & May., 18) **L. Cosentini* Guss., 19) **L. Douglasii* Agarth., 20) **L. Hartwegii* Lindl., 21) **L. parviflorus* Nutt., 22) **L. perennis* L., 23) **L. pubescens* Benth., 24) **L. venustus* Hort. sind kleiner als 5—9. Größe wenig wechselnd, meist ca. 210 μ : 300 μ = 1 : 1,43. Ggr bei 15—24 schmäler und länger als bei 10—14, fast immer ziemlich spitz. Gz 10—12. Bf ziemlich reichlich bei 12, sehr spärlich bei 11, 13, 17, 20 und 24. P immer 2.

Sw untersucht von 5, 7, 9. 21 und 23. Etwa 120 μ : 140 μ = 1 : 1,17. Ggr breitlich. Gz 6—7. Meistens einige Bf. P 1—2.

Spartium: Ggr. breit. Gz 18—20. Zg früh. Bfgr groß. P 2. — 25) *Sp. junceum* L.: 210 μ : 220 μ = 1 : 1,05. — 26) *Sp. scoparium* L.: Zz etwas gestreckter, Ggr wenig schmäler, Bfgr kleiner als bei 25.

Genista: 150 μ : 180 μ = 1 : 1,2. Ggr schmal. Gz 8. Keine Bf. P 1. — 27) *G. sibirica* L. und 28) *G. tinctoria* L.

29) *Adenocarpus foliolosus* D. C.: 145 μ : 180 μ = 1 : 1,24. Ggr breit. Gz 11. Wenige Bf. P 1.

30) *Ulex europaeus* L.: 190 μ : 200 μ = 1 : 1,05. Gz 9—10. Bfgr klein. P 1.

31) *Cytisus capitatus* Scop.: 160 μ : 180 μ = 1 : 1,13. Ggr zieml. breit. Gz 10. Wenige Bf. P 1—2. — 32) *C. nigricans* L.: 170 μ : 210 μ = 1 : 1,24. Ggr breit. Gz 12. Bf mehr als bei 31. P. 1.

C. **Trifolieae.** Keine Kristalle.

Ononis: II. Zz wenig gestreckt. Bf. Sw. II. — 33) *O. alopecuroides* L.: 150 μ : 190 μ = 1 : 1,27. Ggr breit. Gz 10—11. Bfgr klein. P. 1—2. — Sw 90 μ : 112 μ = 1 : 1,24. Ggr breit. Gz. 6—8. Bf. reichlich. P 1. — 34) **O. Columnae* All.: Gz 10—12. P. 1. Sonst wie 33. — 35) *O. geminiflora* Lag.: 195 μ : 240 μ = 1 : 1,23. Gz 9—10. Zg früh, sonst wie 33. — 36) *O. hircina* Jacq.: P 2, selten 3. Sonst wie 35.

Trigonella: Je nach der Art III oder IV. Ggr stark zugespitzt. — 37) *T. brachycarpa* Moris: III. 190 μ. Ggr breit. Gz 8—9. Keine Bf. P 2—3. Ausbuchtung des Zz vor dem Phloem. — 38) *T. coerulea* L.: P. 2. Sonst wie 37. — 39) *T. Foenum graecum* L.: IV, selten III. 240 μ. Ggr breit. Gz 12—14. Keine Bf. P 2, selten 3. — 40) *T. cretica* L.: III. 220 μ. Ggr schmäler als bei 39. Gz 7. Bfgr klein. P 3, selten 2.

Medicago: Je nach Art III oder IV. Keine Bf. P 1, selten 2. Gz ca. 5. Ggr schmal, meist einreihig. — 41) *M. Helix* Willd. und 42) *M. maculata* Willd. IV. 150 μ. — 43) *M. sativa* L. und 44) *M. scutellata* Mill.: III. 160 μ.

Melilotus: III. 110 μ. Einzelne Bf. Gz 6—7. P 1. — 45) *M. alba* Desr. — 46) *M. indica* All. — 47) *M. officinalis* Desr.

Trifolium: IV. Schmale, meist einreihige Ggr. — 48) *T. ochroleucum* L.: 140 μ. Gz 5—6. Keine Bf. P. 1. — 49) *T. pannonicum* L.: Gz 3—4. Sonst wie 48. — 50) *T. pratense* L.: 100 μ. Sonst wie 49. — 51) *T. subterraneum* L.: 185 μ. Gz 5—7. Einzelne Bf. P 1—2.

D. Loteae.

52) *Anthyllis tetraphylla* L.: IV. 210 μ. Ggr schmal, meist einreihig. Gz 7—8. Einzelne Bf. Kristalle im P. P 1, selten 2. — 53) *A. vulneraria* L.: III. 95 μ. Ggr kurz. Gz 4—5. P 1.

54) *Securigera Coronilla* D. C.: III. 220 μ. Ggr breitlich. Gz 9—10. Kristalle im P. P 2.

55) *Dorycnium suffruticosum* Vill.: III. 115 μ. Gz 7. Kristalle im P. P 2.

Lotus: Je nach Art III in IV. Keine Bf. P. 1. — 56) *L. corniculatus* L. und 57) *L. uliginosus* Schk.: III. 95 μ. Ggr kurz. Gz. 3—4. — 58) *L. ornithopodioides* L.: IV. 115 μ. Ggr schmal. Gz 6—7. Kristalle im P.

59) *Tetragenolobus purpurescens* Mnch.: IV. 360 μ. Ggr zugespitzt. Gz 9. Einzelne Bf. Kristalle im P. P 1. — Sw: IV. 150 μ. Ggr meist schmal. Gz 5—6. Kristalle im P. P 1.

E. Galegeae. Mit Ausnahme von *Psoralea* ohne Kristalle.

60) *Psoralea bituminosa* L.: IV. 265 μ. Ggr kurz, zieml. breit. Gz 12—13. Zg früh. Wenige Bf. P 2—3. Kristalle in der Rinde.

61) *Dalea alopecuroides* Willd.: IV. 160 μ. Gz 5—6. P 1.

62) *Galega officinalis* L.: P 1—2, sonst wie 61.

63) *Carmichaelia australis* R. Br.: III. 170 μ. Ggr schmal, sehr klein im Verhältnis zum Zz. Gz 6—7. P 1—2.

64) *Swainsona galegiformis* R. Br.: P 2. Sonst ähnlich wie 63.

65) *Colutea orientalis* Lam.: IV. 230 μ. Gz 8. Einzelne Bf. P 1. Zg zieml. früh. Zz vor dem Phloem ausgebuchtet.

66) **Halimodendron argenteum* D. C.: III. 170 μ. Ggr meist schmal. Gz 7. P 1, selten 2.

67) *Caragana arborescens* Lam.: IV. 250 μ. Ggr ziemlich breit. Gz. 8. P 2. Pz vor den Ggr bedeutend gestreckt.

Astragalus: III. Ggr schmal. Keine Bf. — 68) *A. alopecuroides* L.: 160 μ. Gz 6. P 2, selten 1. — 69) *A. Cicer* L., — 70) *A. hamosus* L. und 71) *A. galegiformis* L.: 135 μ. Ggr meist einreihig. Gz 4—5. P 1, selten 2.

72) *Biserrula Pelicinus* L.: III. 145 μ. Gz 4—5. P 1—2.

F. **Hedysareae:** Ggr zugespitzt, mit Ausnahme von *Arachis*.

Scorpiurus: III, sehr selten IV. 240 μ. Ggr lang. Gz 7—10. Bfgr zieml. groß. P 1, selten 2. Pz deutlich größer und gestreckt vor den Ggr. Kristalle in der Rinde! Zz etwas ausgebuchtet vor den Ggr. — 73) *S. muricata* L. — 74) *S. subvillosa* L. — 75) *S. vermiculata* L.

Ornithopus: III. 130 μ. Ggr zieml. schmal. Gz 5—6. Einzelne Bf. P 1. Pz zieml. gestreckt vor den Ggr. — 76) **O. compressus* L. — 77) *O. perpusillus* L. — 78) *O. sativus* Brot.

Coronilla: III. Gz 8. P 1—2. Pz zieml. gestreckt vor d. Ggr. — 79) *C. montana* Scop.: 160 μ. — 80) *C. vaginalis* Lmk.: 105 μ.

81) *Arthrolobium scorpioides* D. C.: III, selten IV. 165 μ. Ggr länglich. Gz 8. Kristalle im P. P 1.

Hippocrepis: III. 115 μ. Ggr schmal. Gz 5. Einzelne Bf. P. 1. — 82) *H. multisiliquosa* L. — 83) *H. unsiliquosa* L.

Hedysarum: III, selten IV. 135 μ. Ggr schmal. Gz. 6—7. P. 1—2. — 84) *H. esculentum* Ledeb. — 85) *H. coronarium* L.

Onobrychis: III. — 86) *O. caput-galli* Lmk: 250 μ. Ggr länglich. Gz 11. Wenige Bf. P. 1—2. — 87) *O. crista-galli* Lmk.: 295 μ. Ggr länglich. Gz 16. Bf reichlicher als bei 86. P 2. — 88) *O. viciaefolia* Scop.: 210 μ. Ggr kurz, breit. Gz 7—8. Einzelne Bf. P 2. Pz vor den Ggr sehr gestreckt und großzellig. Ausbuchtung des Zz vor d. Phloem.

89) *Arachis hypogaea* L.: IV. 440 μ. Ggr schmal, einreihig, sehr klein im Verhältnis zum Zz. Gz 6—7. P 3—4. Gerbstoffschläuche zerstreut im Zz.

90) *Desmodium canadense* D. C.: IV. 130 μ. Ggr zieml. breit. Gz 7. P 1—2.

G. **Vicieae.**

Cicer: IV. Ggr nach außen nicht verschmälert. P 2. — 91) *C. arietinum* L.: 300 μ. Gz 13—14. Kleine Bfgr. — Sw: IV. 140 μ. Gz 7. P 1. — 92) **C. pinnatifidum* Jaub & Spach: 200 μ. Ggr zieml. schmal. Gz 10. Bfgr sehr groß.

Vicia: Mit Ausnahme von 93 und 94. III. — 93) *V. Faba* L.: IV, selten V. 450 μ. Ggr länglich. Gz 12—14. Bfgr groß, gestreckt. P 4, auch 3. — 94) *V. pisiformis* L.: IV, selten III. 200 μ. Gz 8. Bfgr zieml. groß. P 1. Kristalle im P. — 95) *V. Ervilia* Willd.: 290 μ. Ggr einreihig, spitz. Gz 5. P 2. Kristalle

im P. — 96) *V. narbonensis* L.: 325 μ. Gz 18, Bfgr gestreckt. P 2. Kristalle im P. — 97) *V. calcarata* Desf., 98) *V. lutea* L., 99) **V. peregrina* L., 100) *V. pseudacacea* Bertol. und 101) *V. sativa* L.: 220 μ bis 280 μ. Ggr breit bei 97, sonst normal. Gz 10—12, nur bei 101 18. Bf ziemlich reichlich, hauptsächlich bei 100 und 101. P 2. Kristalle im P. — 102) *V. villosa* Roth.: 160 μ. Gz 8—9. Bfgr ziemlich groß. P 2. Kristalle im P. — 103) *V. silvatica* L.: Bf einzeln. P 1—2. Sonst wie 102. — 104) *V. unjuga* A. Br.: 150 μ. Ggr schmal. Gz 4. P 1. — 105) *V. hirsuta* Koch.: 100 μ. Kristalle im P. Sonst wie 104.

Sw von *Vicia* (außer 94, 95 und 105): Meist III—IV, überwiegend IV bei 93, 95 und 100; bei 102, 103 und 104 zuweilen auch II; bei 93 mitunter auch V—VI; nie konstant III. Meistens ca. 125 μ, nur bei 93 210 μ, bei 96 190 μ. Ggr ähnlich wie bei den zugehörigen Kw. Gz 4—6, bei 97 8. Bf nur bei 100, 102 und 103. P 1, nur bei 93 und 96 1—2.

Lens: III. Gz 12—14. Bfgr groß. P 2. Kristalle im P. Sw III—IV. 120 μ. Gz 4—5. P 1. — 106) *L. esculenta* Mnch.: 290 μ. — 107) **L. nigricans* Godr.: 250 μ.

Lathyrus: Mit Ausnahme von 108, 109 und 110 III. 108) *L. Ochrus* D. C.: IV. 310 μ. Ggr lang. Gz 11. Bfgr groß. P 2—3. Kristalle im P. — 109) *L. sativus* L.: III—IV. Sonst wie 108, nur Bfgr kleiner. — 110) *L. Clymenum* L.: III, selten IV. Bfgr gestreckt. P 3—4. Sonst wie *Pisum* 121—125. — 111) *L, silvestris* L.: 260 μ. Ggr klein. Gz 4. Bf einzeln. P 2. Kristalle im P. — 112) *L. latifolius* L., 113) *L. rotundifolius* Willd. und 114) *L. platyphyllus* Retz.: 200 μ. Ggr klein. Gz 5. Wenige Bf. P 2. Kristalle im P. — 115) *L. odoratus* L.: wie 114—116, nur Ggr breit, Bf reichlich. — 116) *L. Nissolia* L. und 117) *L, Aphaca* L.: 140 μ. Gz 6. Einzelne Bf. P 1—2. Kristalle im P. — 118) *L. pisiformis* L.: Wie 116 und 117, nur reichlicher Bf und ohne Kristalle. 119) *L. vernus* Bernh.: Ggr. klein. Gz 4—5. P 1—2. Stärkekörner zerstreut. — 120) *L. maritimus* Bigelow: Kristalle im P, sonst wie 119. — 121) *L. heterophyllus* L.: Kleine Bfgr, sonst wie 120.

Sw von *Lathyrus* (außer 109, 112, 116, 119, 121): III—IV bei 115 und 117, II—III bei 111, 114, 120, IV—V bei 109. ca. 125 μ. Gz 3—6, bei 110 8. Bf nur, wenn in der Kw, aber nur wenige.

Pisum: III. 460—540 μ. Ggr breit, sehr oft eine Gruppe schwächer als die beiden anderen. Gz 20—25. Bfgr groß, länglich. P 3, selten 2 oder 4. Kristalle im P. — Sw: III—IV. ca. 160 μ. Gz 5—6. Wenige Bf. P 1. 122) **P. arvense* L. — 123) **P. elatius* M. B. — 124) *P. sativum* L. — 125) **P. thebaicum* Willd.

H. **Phaseoleae:** IV.

a) **Glycininae** und **Cajaninae:** Keine Bf. P 2—3.

126) *Soja hispida* Mnch.: 300 μ. Ggr breit. Gz 14. Zz etwas ausgebuchtet vor den Ggr.

Sw: Meist IV, auch III, V. VI. 160 μ. Gz 8. P 1.

127) **Amphicarpaea monoica* Ell.: 235 μ. Gg schmal. Gz 10. Kristalle in d. Rinde. — Sw: IV. 115 μ. Gz 5

128) *Rhynchosia precatoria* D. C.: 210 μ. Ggr schmal. Gz 6.

b) **Phaseolinae:** Mit Ausnahme von 137 und 138 Kristalle in d. Rinde.

Phaseolus: Ziemlich große Bfgr. — 129) **Ph. derasus* Schrnk., 130) **Ph. lunatus* L., 131) **Ph. Max* L. und 132) *Ph. vulgaris.* L: 300 μ. Ggr ziemlich breit. Gz 10—12. P 3. Zz immer bedeutend ausgebuchtet vor dem Phloem, außerdem wenig vor den Ggr, also etwas viereckig mit den Ecken vor dem Phloem. — 133) *Ph. multiflorus* Willd.: 4—500 μ. „Zwischenstränge" in der ganzen Wurzel, meist 2—4, tangential gestreckt, verschieden groß. Wurzeleigene Ggr radial gestreckt, ziemlich schmal. Gz 15—20. Bfgr länglich, schmal, vor den Zwischensträngen oft halbiert. Mark groß. Keine Zg. P 3—4.

Dolichos: Bfgr nicht bei jeder Art. — 134) **D. Lablab* L. und 135) **D. gigantheus* Willd.: 400—460 μ. Gz. 10—12. Bfgr ziemlich groß, länglich. P 3—4, bei 134 4—5. Ausbuchtung des Zz vor den Ggr. Gerbstoffschläuche im Phloem. — 136) **D. ornatus* Wallr. und 137) **D. sesquipedalis* L.: ca. 300 μ. Gz 8—10. Einzelne Bf. P 2—3. — 138) **D. Catjang* L.: 500 μ. Ggr lang. Gz 10. P 3. Gerbstoffschläuche im Phloem.

139) **Vigna glabra* Savi: Wie 129—132.

Sw der *Phaseolinae* (außer 129 und 137): Dimorphismus! Am basalen Teil der Kw groß, meist IV, seltener V—VI. ca. 200 μ. Zz gestreckt. Ggr unregelmäßig. Gz. ca. 8. Wenige Bf. P 2—3. — Unter dieser Zone: Klein, meist IV, auch zuweilen II, weniger gestreckt. ca. 130 μ. Gz 4—5.

Literaturverzeichnis.

1. De Bary, Vergleichende Anatomie der Phanerogamen und Farne. 1877.
2. Belzung, Sur l'existence de l'oxalate de calcium à l'état dissous. (Journ. de Bot. VIII. 1894.)
3. Borodin, Sur la répartition des cristaux d'oxalate de chaux dans les feuilles des Légumineuses et des Rosacées. St. Petersbg. 1884. (Ref. Just's bot. Jahrb. 1884. I. p. 336.)
4. Caldarera, I cristalli di ossalato di calcio nell'embrione delle Papilionacee. (Atti dell'Accademia Gioenia di Scienze naturali in Catania. Serie quarta. Vol. XI. 1898.)
5. Constantin, Recherches sur l'influence qu'exerce le milieu sur la structure des racines. (Ann. sc. nat. VII. Bot. 1. 1885. p. 135 ff.)
6. Dodel, Der Übergang des Dikotyledonen-Stengels in die Pfahlwurzel. (Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. 8. 1872.)
7. Freidenfelt: Der anatomische Bau der Wurzel in seinem Zusammenhange mit dem Wassergehalt des Bodens. (Bibliotheca botanica. 61. 1904.)
8. Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie. 1896.

9. Hesselmann, Zur Kenntnis des Pflanzenlebens schwedischer Laubwiesen (B. z. Bot. C. XVII. 1904. p. 455.)
10. Kattein, Der morphologische Wert des Zentralzylinders der Wurzel. (Bot. C. 72. 1897.)
11. Kohl, Anatomisch-physiologische Untersuchungen der Kalksalze und Kieselsäure in der Pflanze. 1889.
12. Lohrer, Vergleichende Anatomie der Wurzeln. (Marb. Hefte. II.)
13. Mer: De l'influence des milieux sur la structure des racines. (C. R. 88. 1879.)
14. Perseke, Über die Formveränderungen der Wurzel in Erde und Wasser. Diss. Leipzig 1877.
15. Reinke, Untersuchungen über die Assimilationsorgane der Leguminosen. (Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. XXX. 1896. p. 529.)
16. —, Morphologische Abhandlungen. 1873. p. 11.
17. Russow, Betrachtungen über das Leitbündelgewebe. Dorpat 1875. p. 58.
18. Schimper, Pflanzengeographie. 1898.
19. Solereder, Systematische Anatomie der Dikotyledonen. 1899.
20. Tschirch, Üher die Heterorhizie bei Dikotylen. (Flora. Bd. 94. 1905. Heft 1. p. 68 ff.)
21. Van Tieghem, Recherches sur la symétrie de structure des plantes vasculaires. (Ann. sc. nat. V. Bot. 13. 1870—71. p. 217 ff.)
22. —, Sur les fibres libériennes primaires de la racine des Malvacées. (Ann. sc. nat. VII. Bot. 7. 1888. p. 176.)
23. —, Recherches sur la disposition des radicelles et des bourgeons dans les racines des Phanérogames. (Ann. sc. nat. VII. Bot. 5. 1887. p. 130.)
24. Warming, Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. 1896.
25. Wildt, Über die experimentelle Erzeugung von Festigungselementen in Wurzeln und deren Ausbildung in verschiedenen Nährböden. Diss. Bonn 1906.

Über die Substanzquotienten von Cannabis sativa und Cannabis gigantea.

Von

Dr. phil. Hugo Hackenberg,

Barmen (Bonn).

Mit vier Abbildungen im Text.

Im vergangenen Jahre (1906) machte Professor Noll in der Niederrheinischen Gesellschaft für Natur- und Heilkunde zu Bonn eine Mitteilung über die von ihm Substanzquotient der Pflanze genannte Größe. Es sei gleich vorweggenommen, daß der Substanzquotient erhalten wird, wenn man die Trockensubstanzquantitäten einer Pflanze in gleichen Intervallen bestimmt und jede erhaltene Gewichtsmenge auf die vorhergehende bezieht, indem man sie durch letztere dividiert. Es gibt somit der Trockensubstanzquotient einen Maßstab für die Assimilationsenergie einer Pflanze in verschiedenen Lebensperioden ab, indem er, was bei früheren absoluten Trockensubstanzbestimmungen nicht berücksichtigt wurde, den Assimilationsgewinn auf das vorhandene und das jeweilig erweiterte Betriebskapital bezieht.

Einer Anregung von Professor Noll folgend, entschloß ich mich im Jahre 1906, die Substanzquotienten bei einigen Pflanzenspezies im einzelnen zu ermitteln und sie auf vermutete Gesetzmäßigkeiten hin näher zu untersuchen. Die bis jetzt erschienenen Arbeiten, die den Assimilationsvorgang quantitativ behandeln, weisen fast alle einen wesentlichen Einfluß der äußeren Bedingungen auf die Assimilation nach. Die Abhängigkeit der assimilatorischen Tätigkeit der Pflanzen von äußeren Einflüssen ist von mehreren Forschern näher begründet worden. Die bedeutendsten und exaktesten Arbeiten auf diesem Gebiete hat Kreusler ausgeführt. Auf eine Anregung des Herrn Ministers der Landwirtschaft hin hat Kreusler im Chemischen Institute der Königlichen Landwirtschaftlichen Akademie Bonn-Poppelsdorf das absolute Trockengewicht einer Maiskultur in gleichen Zeitintervallen bestimmt. Seine Versuche, die in den Jahren 1875—78 angestellt wurden, hat er in den Landwirtschaftlichen Jahrbüchern unter dem Titel „Beobachtungen

über das Wachstum der Maispflanze“ veröffentlicht. Aus seinen Zahlenergebnissen weist Kreusler zunächst eine gewisse Abhängigkeit der Trockensubstanzzunahme von äußeren Einflüssen nach, spricht aber am Schlusse seiner Untersuchungen die Vermutung aus, daß die Zunahme der Trockensubstanz wohl von inneren Faktoren stärker als von äußeren Einflüssen abhängig sei. In den Jahren 1885—90 hat Kreusler die Abhängigkeit der Assimilationsenergie von äußeren Bedingungen, nämlich dem CO_2-Gehalt der Luft, dem Lichte und der Temperatur, näher untersucht und ist zu dem Resultat gekommen, daß Temperatursteigerungen und ebenfalls Erhöhung des CO_2-Gehaltes der Luft innerhalb gewisser Grenzen die Assimilationsenergie beträchtlich steigern. Letztere Untersuchungen an einzelnen Organen unterscheiden sich aber von den früher angestellten dadurch, daß bei ihnen nicht mit ganzen Pflanzen, sondern nur mit einzelnen Blättern oder Sprossen gearbeitet wurde.

Eingehender sind diese Untersuchungen in den letzten Jahren von Blackmann und Matthaei angestellt worden. Über den Einfluß der Temperatur auf die Assimilation hat Gabriele L. C. Matthaei eingehende Untersuchungen angestellt. Sie ist zu folgenden Resultaten gekommen, die ich kurz charakterisieren werde. Die Versuche wurden mit Blättern von Kirschlorbeer angestellt, die in einer Glaskammer untergebracht waren, durch welche sich ein beständiger CO_2-Strom bewegte. Es wurden nun Lichtintensität und Temperatur geändert und die von den Blättern angenommene CO_2-Menge berechnet. Die Verfasserin kam zu folgenden Schlüssen:

1) Jeder Temperatur entspricht ein gewisser Assimilationsbetrag, welcher als „der Maximalwert für diese Temperatur“ bezeichnet wird; dieser kann nicht überschritten werden und wird nicht erreicht, wenn nicht sowohl Licht und CO_2-Gehalt hinreichend vorhanden sind.

2) Diese Maximalbeträge wachsen schnell mit zunehmender Temperatur, und zwar entsteht eine Kurve, welche konvex ist hinsichtlich der Temperatur, welche auf der Abscissenaxe aufgetragen ist und der Kurve gleicht, die die Abhängigkeit von Temperatur und Atmung darstellt.

3) Diese Reihe der Maxima bricht plötzlich ab einige Grade unter der Todestemperatur (d. h. der Temperatur, die vom Blatte nur wenige Stunden ausgehalten werden kann).

4) Bei hoher Temperatur kann ein einzelnes Blatt nur für kurze Zeit die Maximalassimilation aushalten. Je höher die Temperatur ist, um so früher beginnt das Fallen und um so steiler ist die Neigung. Es folgt, daß eine Kurve der Werte der Assimilation bei verschiedenen Temperaturen in der ersten Stunde nicht diejenige ist, die aus den Werten während der zweiten Stunde gebildet wird u. s. w.

5) Die assimilatorische Tätigkeit eines ausgewachsenen Blattes ist nicht immer dieselbe, sondern variiert beträchtlich mit der Jahreszeit.

Ferner wurden weitere Versuche von F. Frost, Blackmann und G. Matthaei angestellt. Sie benutzten die äußeren

Bedingungen, wie sie in der Natur gegeben sind, d. h. sie benutzten z. B. als Licht das Sonnenlicht in den verschiedenen Abstufungen, wie es die Natur zu verschiedenen Zeiten bietet. Die Versuchsanordnung war ungefähr dieselbe. Es wurde eine ähnliche Blattkammer verwandt und gleichfalls die innere Temperatur des Blattes berücksichtigt. Es wurden die Ergebnisse der vorher erwähnten Arbeit bestätigt. Es ist also die Gültigkeit der Schlüsse von G. Matthaei auch für die in der Natur gegebenen Bedingungen nachgewiesen.

Mit den Ergebnissen vorstehender Literaturzusammenstellung, die allerdings in Laboratoriumsversuchen, bei kurzen Beobachtungszeiten und an kleinen abgetrennten Pflanzensegmenten einen großen Einfluß der äußeren Bedingungen auf die Assimilationsenergie nachweisen, stimmt aber die im großen und ganzen gemachte Erfahrung, daß in trüben, feuchten Sommern die Erntemengen nicht ein dementsprechendes Manko zeigen, nicht überein. Die fortlaufenden Bestimmungen des Substanzquotienten sollen nun nicht nur an der ganzen Pflanze während des ganzen Entwicklungsganges die Assimilationsarbeit feststellen, sondern auch in ihrem Fortgange vergleichen mit den theoretisch berechneten Mengen, welche anfänglich in geometrischer, später in arithmetischer Progression zunehmen, und somit den Einfluß der Korrelationen und Regulationen berücksichtigen, die bei Laboratoriumsversuchen völlig ausgeschaltet bleiben.

Es ist meine Aufgabe, die relative Substanzzunahme innerhalb gewisser Zeitabschnitte zu berechnen. Um die tatsächliche Substanzzunahme festzustellen, wurde die Bestimmung des Trockengewichtes der Versuchspflanzen regelmäßig nach sieben Tagen vorgenommen und auf diese Weise die wirkliche Zunahme einwandsfrei bestimmt. Zur Bestimmung der Gewichtszunahme verwandte ich zwei Hanfarten, *Cannabis sativa* und *Cannabis gigantea.* Ich ging von der Annahme aus, daß sich zur Erlangung möglichst einwandfreier Resultate bei den Untersuchungen über die Zunahme des Trockengewichtes solche Pflanzen am besten eignen, die innerhalb kurzer Zeit ein möglichst großes Volumen erreichen. Ferner ist es von Wichtigkeit, daß solche Pflanzen den Untersuchungen zugrunde gelegt werden, deren habituelle Unterschiede möglichst gering sind, und die sich nicht viel verzweigen. Da besonders bei *Cannabis gigantea* die Verästelung relativ groß ist, wurden nur solche Pflanzen den Bestimmungen zugrunde gelegt, die den erwähnten Bedingungen am meisten entsprachen. Da die Hanfarten diözisch sind, wurden von dem Zeitpunkte an, wo die Geschlechter sich differentiierten, die männlichen und weiblichen Exemplaren gesondert betrachtet. Die Kulturen wurden auf freiem Felde angelegt und waren dem freien Sonnenlicht unbehindert ausgesetzt.

Um den Einfluß verschiedenartiger Bedingungen auf die quantitative Trockensubstanzzunahme der Versuchspflanzen zu ermitteln, legte ich zunächst zu verschiedenen Zeiten die Pflanzungen an. Ferner verglich ich Pflanzen gleichen Alters, welche ich verschiedenartigen äußeren Einflüssen aussetzte, auch unter extremen

Vegetationsbedingungen, indem ich einen Teil, nachdem die Pflanzen vier Wochen lang unter natürlichen Existenzbedingungen gelebt hatten, beschattete, einen andern Teil unter ungünstigen Ernährungsbedingungen in kleinen Gefäßen wachsen ließ und endlich eine andere Kultur an einer feuchten Mauer an einer Stelle anlegte, die durch Gesträuch verdunkelt wurde. Außer diesen von mir willkürlich gewählten Faktoren wirkte auf die Versuchspflanzen eine Anzahl anderer Bedingungen ein, die durch Lichtintensität, Temperatur, den Feuchtigkeitsgehalt der Luft wie des Bodens bestimmt wurden. Da diese Faktoren andauernd und verschiedenartig sich ändern, ist es nicht möglich, die Wirkung der einzelnen Faktoren zu erkennen und genau zu analysieren.

Die Trockensubstanzbestimmungen fanden vom Tage der Aussaat von Woche zu Woche statt. Sie wurden fortgesetzt bis zu der Zeit, wo Wachstumsstillstand eingetreten war und die männlichen Exemplare im Begriff waren, abzusterben, die Blätter sich von den Stengeln loslösten und die weiblichen Exemplare sich der reifen Samen entledigten.

Zu den Bestimmungen des Gewichtes konnte das Frischgewicht nicht maßgebend sein, da der Wassergehalt der Pflanzen in den verschiedenen Entwicklungsphasen sehr variiert und von den täglichen Witterungsverhältnissen, insbesondere von den Feuchtigkeitsbedingungen abhängt.

Die zu trocknenden Pflanzenteile wurden in einem Trockenofen so lange einer Temperatur von 97—99° ausgesetzt, bis Gewichtskonstanz eingetreten war, die durch wiederholt vorgenommene Wägungen konstatiert wurde. Um eine Oxydation beim Trocknen zu verhindern, wurde folgende Einrichtung getroffen: Die zerkleinerten Pflanzenteile wurden in einen Glaskolben gebracht, der vermittelst eines Gummistöpsels luftdicht verschließbar war, durch welchen durch zwei Öffnungen zwei Glasröhren verschieden tief einragten. Durch das längere Rohr wurde ein Strom von Leuchtgas geführt, der vorher mehrere Chlorcalciumröhren zur Entfernung der Feuchtigkeit passiert hatte. Durch die kleinere Glasröhre trat das Gas wieder aus und wurde in einen Bunsenbrenner geleitet. In den Öfen, in welchen bis zu zehn Glaskolben bis zu vier Liter Inhalt untergebracht werden konnten, wurden die Pflanzenteile, je nachdem sie dem Trocknen wegen ihres Gehaltes an öligen Substanzen mehr oder weniger Schwierigkeiten entgegensetzten, ein bis fünf Tage lang der durch das Sieden des zwischen den Doppelwänden des Ofens eingelagerten Wassers entstehenden Temperatur von ungefähr 99° ausgesetzt.

Um Fehlerquellen nach Möglichkeit zu vermeiden, wurde den einzelnen Bestimmungen eine möglichst große Anzahl von Exemplaren zugrunde gelegt. Mit zunehmender Größe der Pflanze nahm ich weniger Exemplare. Ferner wurde Wert darauf gelegt, daß möglichst Durchschnittsexemplare ausgewählt wurden, indem diejenigen, die mir wegen ihrer auffallenden Kleinheit oder ihrer unregelmäßigen Verästelung als ungeeignet erschienen, zu den Bestimmungen nicht hinzugezogen wurden.

Die erste Aussaat fand Sonnabend den 26. Mai 1906 statt. Da jedoch der Erfolg der Aussaat quantitativ den Erwartungen nicht entsprach und ich befürchtete, zur Bestimmung der letzten Stadien Mangel an Pflanzenmaterial zu haben, entschloß ich mich, diese Pflanzen zu den Bestimmungen der letzten Stadien zu verwenden und machte deshalb am 16. Juni eine neue Aussaat; die Bestimmungen an diesen Pflanzen wurden bis zur vollendeten neunten Woche nach der Keimung vorgenommen. Alsdann wurden die Pflanzen der ersten Aussaat zur Bestimmung der weiteren Stadien verwandt.

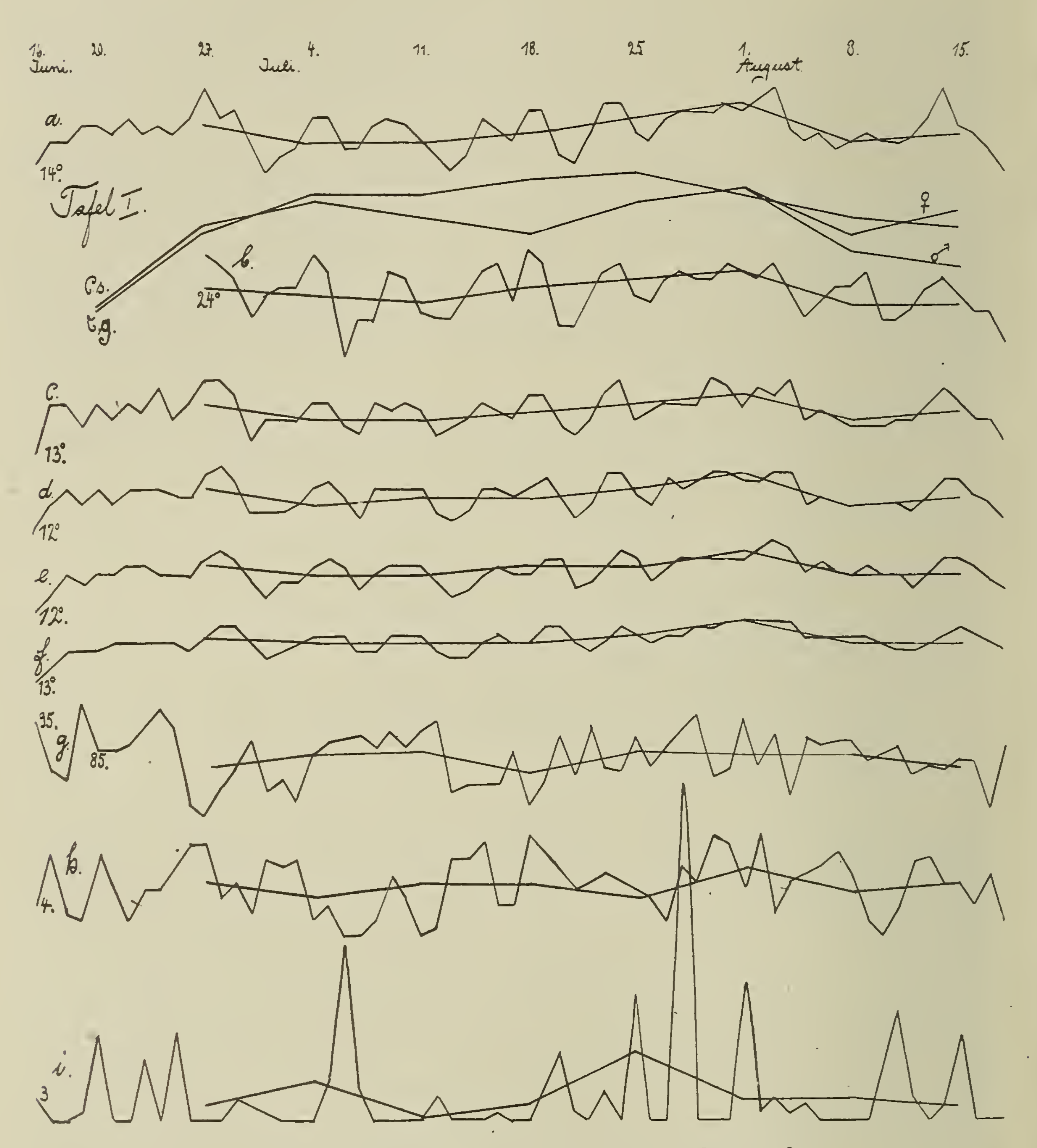
Es werden zunächst die Bestimmungen, die in den Tabellen I und II enthalten sind, und das Wachstum in den ersten neun Wochen charakterisieren, mit den äußeren Einflüssen auf das Wachstum verglichen, und zwar wird die Abhängigkeit der sich ergebenden Wachstumsquotienten, die, wie schon erwähnt, durch Division des bestimmten Trockensubstanzgewichtes einer Woche durch das der vorhergehenden Woche erhalten werden, auf folgende Einflüsse hin untersucht:

1) Die tägliche Durchschnittstemperatur der Luft im Schatten (in den Kurven der Tafeln mit *a* bezeichnet).
2) Desgl. des Bodens (*b*).
3) Desgl. des Bodeninnern und zwar:
    a) In einer Tiefe von 5 cm (*c*).
    b) In einer Tiefe von 10 cm (*d*).
    c) In einer Tiefe von 20 cm (*e*).
    d) In einer Tiefe von 40 cm (*f*).
4) Die relative Luftfeuchtigkeit (*g*).
5) Die Intensität des direkten Sonnenlichtes (*h*).
6) Die Niederschläge (*i*).

Der größeren Anschaulichkeit wegen sind die Wachstumsquotienten in den Tafeln graphisch dargestellt worden. Ebenso sind die das Wachstum beeinflussenden Faktoren in Kurven veranschaulicht. Es sind nicht nur die täglichen Durchschnittszahlen eingezeichnet, sondern auch die von Woche zu Woche berechneten Durchschnittszahlen, da sich auf diese Weise der Vergleich mit den gleichfalls von Woche zu Woche berechneten Quotienten übersichtlicher gestaltet. Die täglichen Durchschnittszahlen habe ich deshalb nicht unberücksichtigt gelassen, weil dieselben innerhalb derselben Woche zuweilen großen Schwankungen unterworfen sind und offenbar diese täglichen Schwankungen das Wachstum nicht wenig beeinflussen.

In den Tabellen sind neben den Angaben des Trockengewichtes und der Quotienten die Bestimmungen des Frischgewichtes und des Gehaltes an festen Stoffen aufgezeichnet. Es wurde zunächst das Frisch- und Trockengewicht der von den Integumenten sorgfältig befreiten Embryonen festgestellt. Zu dieser Bestimmung wurden hundert Samen verwandt. Alsdann wurden ebensoviel Samen von gleicher Größe und gleichem Gewicht in ein Gefäß mit Sand gepflanzt.

Die Trockengewichtsbestimmung der Keimlinge, die nach einer Woche stattfand, ergab, wie aus den Tabellen I und II zu ersehen ist, für *Cannabis sativa* eine Abnahme von 3,3 %, für *Cannabis gigantea* eine Abnahme von 6,7 %. Der Substanzverlust ist durch den Umstand zu erklären, daß die junge Pflanze wegen



Taf. I. Erklärung der Kurven auf Seite 49.

Die Quotientenkurven (in der Figur mit *C. s.* und *C. g.* bezeichnet) wurden aus den Tabellen I und II erhalten.

des Fehlens des Chlorophylls von ihrer eigenen Substanz lebt und aus dieser außerdem die zur Atmung notwendige Energie nimmt. Selbst bei den Samen wurde eine durch Atmung veranlaßte Gewichtsverminderung beobachtet, da die Samen Kohlenoxyd und Wasserdampf als Verbrennungsprodukte eines Teiles der Vorräte

Tabelle I.

Cannabis sativa. I.—IX. Woche.

16. Juni bis 18. August 1906.

Datum der Bestimmung		Trocken-gewicht	Frisch-gewicht	Quotient	Prozentsatz
16. VI.	0. Woche	0,0120	0,01319		91
23. VI.	1. „	0,0116	0,091	0,967	13
30. VI.	2. „	0,023	0,152	1,98	15
7. VII.	3. „	0,052	0,361	2,26	15
14. VII.	4. „	0,109	0,617	2,1	18
21. VII.	5. „	0,208	1,13	1,91	19
28. VII.	6. „	0,478	2,97	2,3	16
4. VIII.	7. „	♂ 1,185 ♀	♂ 7,08 ♀	♂ 2,48 ♀	♂ 15 ♀
11. VIII.	8. „	2,03 2,27	11,76 13,87	1,7 1,9	17 16
18. VIII.	9. „	2,96 4,96	17,74 29,89	1,5 2,2	17 17

Tabelle II.

Cannabis gigantea. I.—IX. Woche.

16. Juni bis 18. August 1906.

Datum der Bestimmung		Trocken-gewicht	Frisch-gewicht	Quotient	Prozentsatz
16. VI.	0. Woche	0,01115	0,01198		93
23. VI.	1. „	0,01040	0,062	0,933	17
30. VI.	2. „	0,021	0,155	1,9	14
7. VII.	3. „	0,051	0,367	2,4	15
14. VII.	4. „	0,12	0,72	2,4	16
21. VII.	5. „	0,31	1,84	2,6	17
28. VII.	6. „	0,82	5,52	2,7	16
4. VIII.	7. „	1,98	10,7	2,4	19
11. VIII.	8. „	4,23	25,68	2,1	16
18. VIII.	9. „	8,23	51,27	2,0	16

abgeben. Am Ende der zweiten Woche haben die Pflanzen ihre Substanz bereits verdoppelt.

Es sei hervorgehoben, daß die nach der ersten und zweiten Woche bei *Cannabis gigantea* gefundenen Substanzquotienten hinter den entsprechenden von *Cannabis sativa* zurückbleiben, wie aus den Tabellen zu ersehen ist. Erst nach dieser Zeit überholt *Cannabis gigantea* hinsichtlich des Gehaltes an Trockensubstanz *Cannabis sativa* beträchtlich. Nach der sechsten Woche hat *Cannabis gigantea* fast die doppelte Substanz gebildet im Vergleich zu der andern Art.

Der Verlauf der Quotientenkurve ist bei *Cannabis sativa* bis zur siebenten Woche geringen Schwankungen ausgesetzt, da der Quotient zwischen 1,9 und 2,5 schwankt. Zu Beginn der achten Woche war die Differentiierung der Geschlechter erkennbar. Ähnliche Verhältnisse hinsichtlich der Kurvenschwankungen treten uns bei *Cannabis gigantea* entgegen; hier tritt jedoch die Differentiierung der Geschlechter bedeutend später ein. Die nun folgenden Quotientenbestimmungen, die an den männlichen Exemplaren der beiden Arten gemacht wurden, ergaben ein rapides Fallen derselben. Der Quotient der weiblichen Exemplare nimmt gleichfalls augenscheinlich ab, doch im Vergleich zu den männlichen Exemplaren in bedeutend verlangsamtem Maße. Da bezüglich der Quotientenbestimmungen bei beiden Hanfarten unmittelbar nach der Geschlechtsdifferentiierung dieselben Verhältnisse angetroffen werden, so ist mit Sicherheit anzunehmen, daß mit dem Zeitpunkt der Entwicklung der Geschlechtsorgane die assimilatorische Tätigkeit der Pflanze plötzlich gehemmt wird. Wenn die Pflanze sich zur Blütenbildung anschickt, verwendet sie nicht mehr wie bisher alle Stoffe zum Bau neuer Assimilationsorgane, sondern ein Teil dieser Stoffe wandert in die Blüte und wird so der produktiven Arbeit entzogen.

Bis zu Beginn der Differentiierung der Geschlechter bilden die Trockensubstanzquotienten nach Ablauf gleicher Zeiträume, wie ein Blick in die Tabellen zeigt, ungefähr die Glieder einer geometrischen Progression.

Diese geometrische Reihe bricht nach dem Beginn der Blütenbildung plötzlich ab. Wenn die Pflanze auch jetzt noch alle neu produzierten Stoffe zur Blütenbildung verwenden würde, so müßte sie in gleichen Zeiträumen gleiche Mengen produzieren. Ihre Substanzbildung müßte nunmehr in arithmetischer Progression zunehmen. Dies ist jedoch nicht der Fall, weil ja, wie bemerkt, ein Teil der neu produzierten Substanz in die Blätter wandert. Eine bestimmte Gesetzmäßigkeit ist nach Eintritt der Blütenbildung nicht mehr festzustellen.

Bei den letzten Bestimmungen des Wachstumsquotienten der männlichen Exemplare erwies sich dieser gleich 0,94 bezw. 0,92. Wenngleich eine tatsächliche Substanzabnahme in der letzten Woche anzunehmen ist, ist es bei den vorliegenden Versuchen nicht ausgeschlossen, daß der relativ große Gewichtsverlust durch Substanz-

Tabelle III.

Cannabis sativa ♂. IX.—XIV. Woche.
28. Juli bis 1. September.

Datum der Bestimmung	Trockengewicht	Frischgewicht	Quotient	Prozentsatz	Bemerkungen
28. VII. 9. Woche	6,7	40,7		16	D. L. 0,95 m.
4. VIII. 10. „	8,5	54,5	1,27	16	
11. VIII. 11. „	9,9	52,3	1,16	19	
18. VIII. 12. „	10,7	48,4	1,08	22	Beginn d. Vergilbung
25. VIII. 13. „	12	38,3	1,12	31	
1. IX. 14. „	11,3	29,7	0,94	38	D. L. 1,44 m. D. D. 9,3 mm.

Tabelle IV.

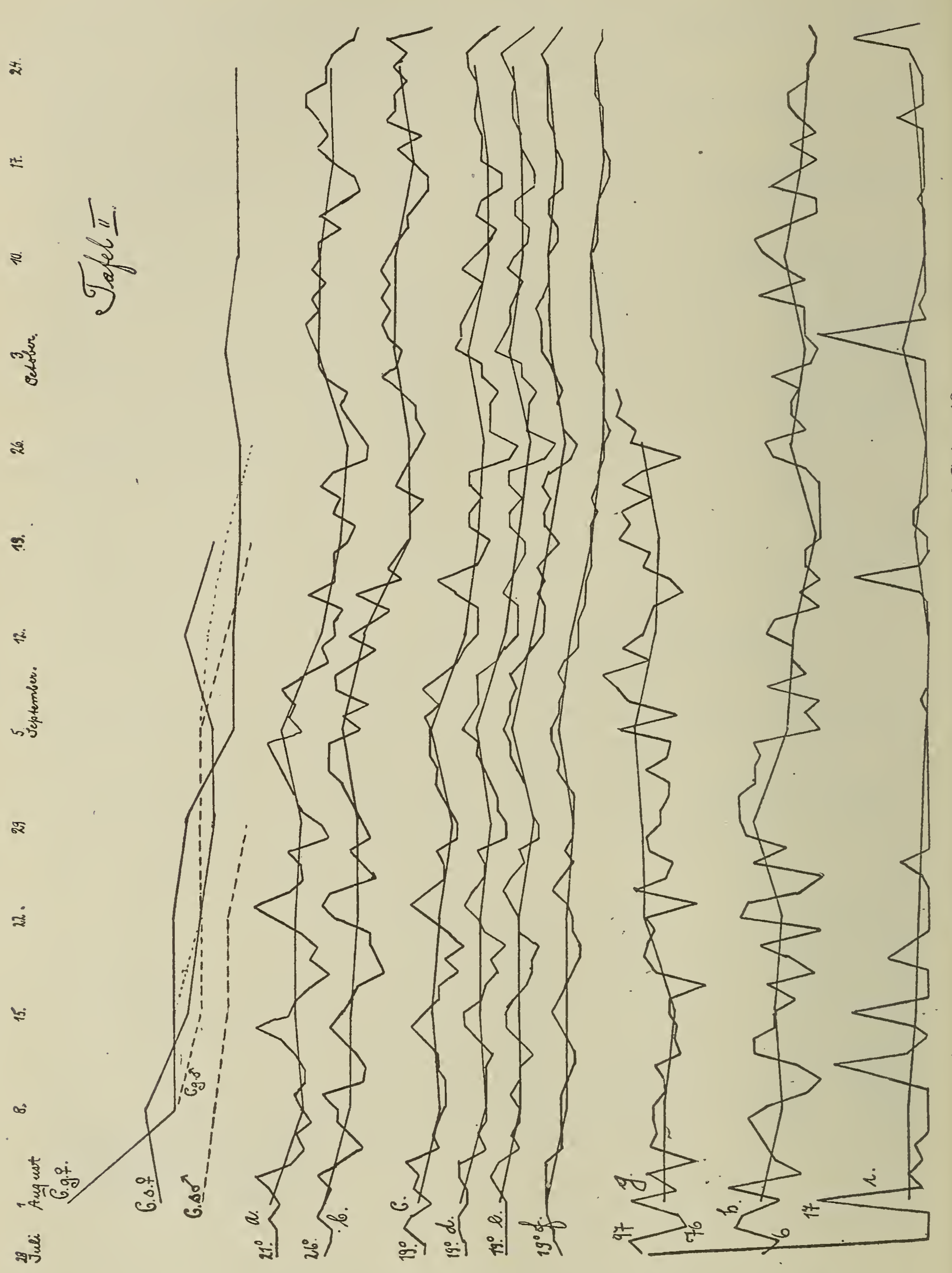
Cannabis sativa ♂. IX.—XVII. Woche.
28. Juli bis 22. September.

Datum der Bestimmung	Trockengewicht	Frischgewicht	Quotient	Prozentsatz	Bemerkungen
28. VII. 9. Woche	11,5	67		17	D. L. 1 m.
4. VIII. 10. „	18,6	97	1,6	19	
11. VIII. 11. „	31,7	128	1,7	25	
18. VIII. 12. „	44,4	169	1,4	26	
25. VIII. 13. „	59,3	263	1,3	22	Beginn d. Vergilbung
1. IX. 14. „	70,6	283	1,2	25	
8. IX. 15. „	80,2	252	1,2	31	
15. IX. 16. „	112,9	323	1,4	34	
22. IX. 17. „	138,7	344	1,2	40	D. L. 1,65 m. D. D. 16 mm. Etwa 10000 Samen entwickelt.

Anmerkung zu den Tabellen:

D. L. = Länge der Durchschnittsexemplare.
D. D. = Durchmesser der Grundachse der Durchschnittsexemplare.
D. B. = Dicke des Bastes der Durchschnittsexemplare.
D. W. = Länge der Wurzel der Durchschnittsexemplare bis zu der Stelle, wo die Verjüngung 1 mm Durchmesser erreicht hat.

verlust zu erklären ist, der durch bereits abgefallene Blätter und Blüten und den ausgestäubten Pollen herbeigeführt wurde. Bei



Tafel II. Erklärung zu den Kurven auf Seite 49.

den weiblichen Individuen gelang es nicht, ein Fallen der Quotienten unter eins zu konstatieren, da die letzte Bestimmung bereits gemacht werden mußte, als die reifen Samen im Begriff waren, sich von der Mutterpflanze loszulösen, die Vergilbung hingegen noch

Tabelle V.

Cannabis gigantea ♂. IX.—XVII. Woche.

28. Juli bis 22. September.

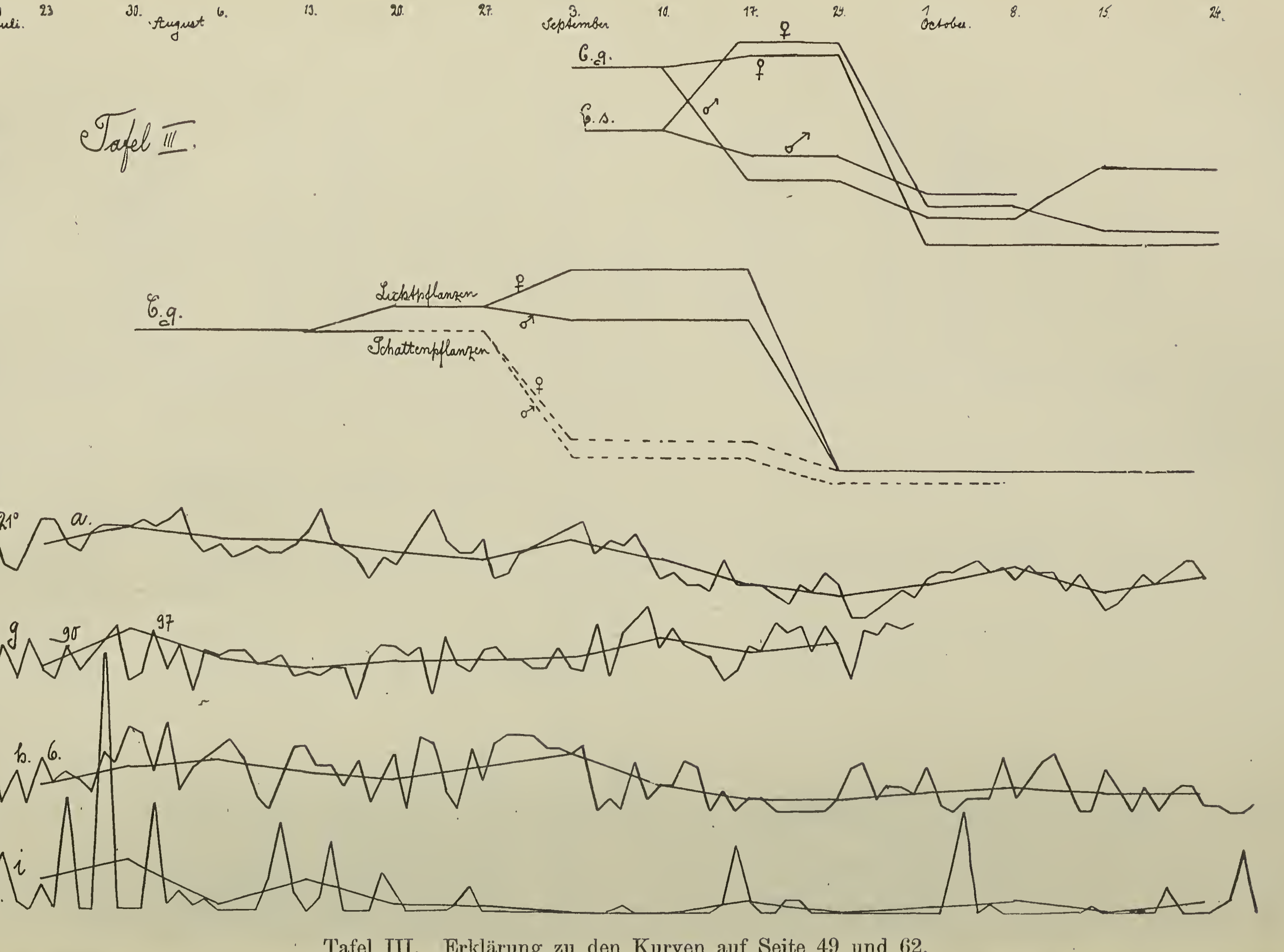
Datum der Bestimmung	Trockengewicht	Frischgewicht	Quotient	Prozentsatz	Bemerkungen
28. VII. 9. Woche	22,3	159		15	D. L. 0,80 m.
4. VIII. 10. „	51,9	320	2,3	16	
11. VIII. 11. „	75,4	419	1,5	18	Beginn d. Differentiierg. d. Geschlecht.
18. VIII. 12. „	101,4	432	1,3	24	
25. VIII. 13. „	127,1	573	1,3	22	Beginn d. Vergilbung
1. IX. 14. „	167	665	1,3	25	
8. IX. 15. „	210,5	720	1,25	29	
15. IX. 16. „	230,7	1023	1,1	23	
22. IX. 17. „	212,3	644	0,92	33	D. L. 2,4 m. D. D. 26 mm. D. B. 1,7 mm. D. W. 0,52 m.

Tabelle VI.

Cannabis gigantea ♀. IX.—XXII. Woche.

28. Juli bis 27. Oktober.

Datum der Bestimmung	Trockengewicht	Frischgewicht	Quotient	Prozentsatz	Bemerkungen
28. VII. 9. Woche	22,3	159		15	D. L. 0,80 m.
4. VIII. 10. „	51,9	320	2,3	16	
11. VIII. 11. „	74,3	419	1,5	18	Beginn d. Differentiierg. d. Geschlecht.
18. VIII. 12. „	113,8	489	1,5	23	
25. VIII. 13. „	165,9	676	1,5	24	Beginn d. Vergilbung
1. IX. 14. „	228,8	830	1,4	28	
8. IX. 15. „	241,2	962	1,05	25	
15. IX. 16. „	253,6	1027	1,05	25	
22. IX. 17. „	259,8	970	1,02	27	D. L. 1,95 m. D. D. 24 mm. D. B. 1,6 mm. D. W. 0,42 m.
29. IX. 18. „	268	1063	1,03	25	
6. X. 19. „	288,2	1078	1,08	27	
13. X. 20. „	269[?]	1034[?]	1,025	26	
20. X. 21. „	—	—	1,025	—	
27. X. 22. „	327,8	920	1,025	34	D. L. 2,38 m. D. D. 26 mm. D. B. 2,5 mm. D. W. 0,54 m.



Tafel III. Erklärung zu den Kurven auf Seite 49 und 62.
Die Quotientenkurven wurden aus den Tabellen VII—XIV erhalten.

nicht soweit vorgeschritten war als bei den männlichen Individuen.

Wenn wir einen Vergleich zwischen den Quotientenkurven und den Kurven, welche die die Trockengewichtszunahme beeinflussenden äußeren Faktoren charakterisieren, anstellen, so läßt sich eine wesentliche Abhängigkeit nicht erkennen. Im Verlaufe der ganzen Entwicklung der Versuchspflanzen ist die Beeinflussung des Wachstums von Temperatur, Lichtintensität und Feuchtigkeit entgegen den sonstigen Annahmen nicht erkennbar. Auch unter anscheinend ungünstigen Verhältnissen assimiliert die Pflanze mit derselben Regelmäßigkeit. Es ist also die Assimilation in den Grenzen der vorhandenen klimatischen Schwankungen ziemlich unabhängig von diesen, und vor allem abhängig von den inneren Entwicklungsfaktoren, eine Tatsache, deren ökologische Bedeutung von Noll hervorgehoben worden ist. Es soll nicht in Abrede gestellt werden, daß die Substanzzunahme von den einwirkenden Faktoren abhängig ist. Doch ist die Beeinflussung auf die Assimilationsenergie der Pflanze bei weitem nicht so groß, als man im ersten Augenblick annehmen sollte. Um die tatsächliche Einwirkung der Faktoren zu beobachten, wäre es nötig, dieselben willkürlich zu ändern. Ferner wäre das Zusammenwirken der einzelnen Faktoren zu studieren und die Nachwirkung früherer Einflüsse zu berücksichtigen. Für die vorliegenden Untersuchungen ist die Tatsache von Wichtigkeit, daß die Substanzzunahme nicht sprungweise vor sich geht, und die Substanzquotienten bis zur Entwicklung der Sexualorgane ungefähr als Glieder einer geometrischen Reihe aufzufassen sind.

Daß erst mit Beginn der Blütenbildung die geometrische Reihe abbricht, beweist ein Versuch, den Noll anstellte. Es wurden die männlichen Individuen von Hanf kastriert. Der erwartete Erfolg war eine augenscheinliche Substanzzunahme im Vergleich zu den Pflanzen, die unter normalen Bedingungen lebten. Auf diese Weise kann man also die Pflanze veranlassen, noch nach der Blütenbildung die Substanzzunahme in geometrischer Reihe zunehmen zu lassen.

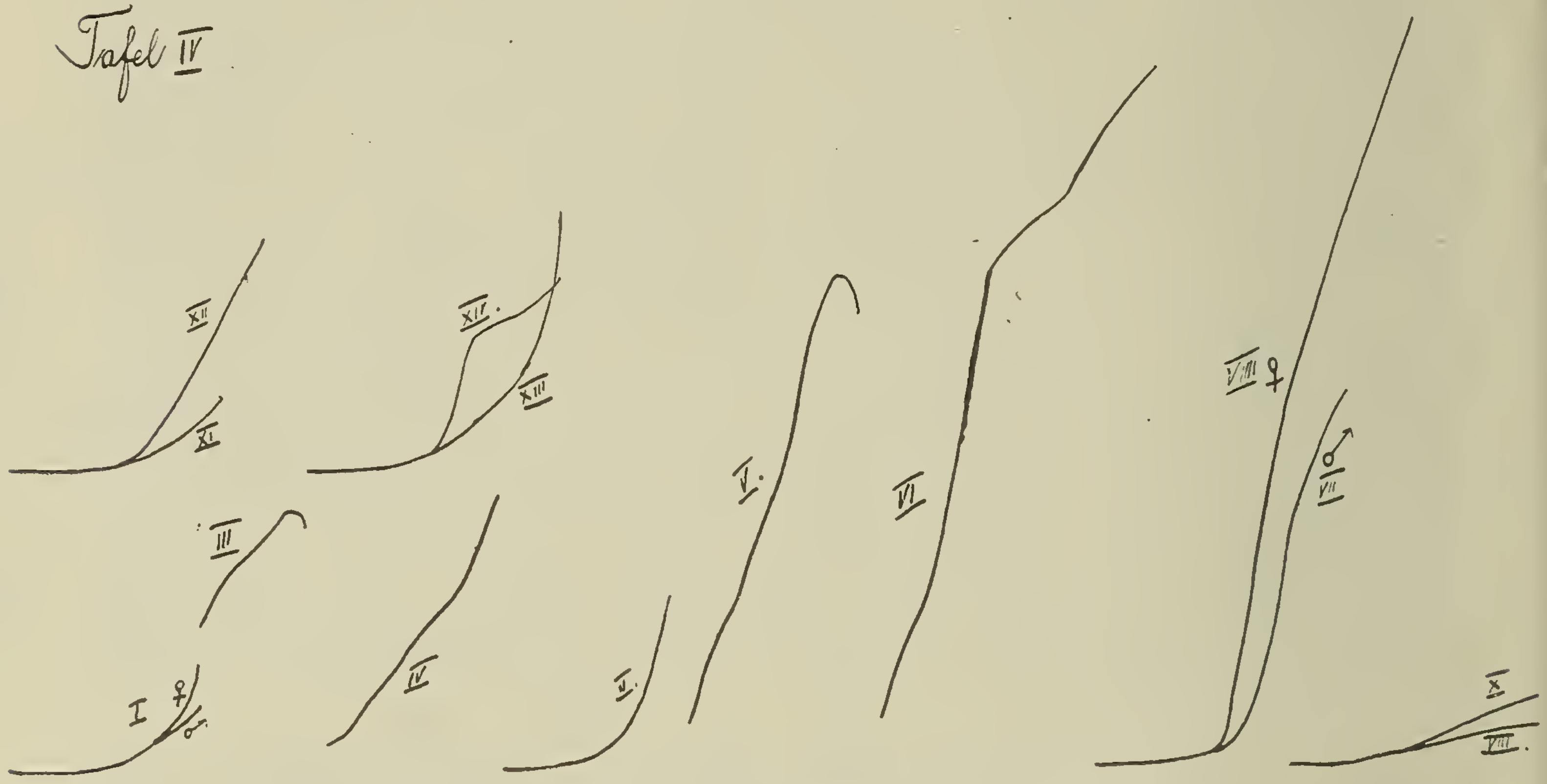
Aus den Tabellen ist ferner der mit zunehmendem Alter der Pflanzen größer werdende Prozentsatz an festen Substanzen zu erkennen, der im Samen weitaus am größten ist und nach einer Woche nach der Keimung den kleinsten Wert annimmt. Es findet also gleich nach der Keimung eine starke Wasseraufnahme statt. Der Prozentsatz an Wassergehalt ist abhängig von dem Feuchtigkeitsgehalt der Luft wie des Bodens, wie ein Vergleich mit den entsprechenden Witterungskurven zeigt.

Nach der neunten Woche variieren die Pflanzen der ersten und zweiten Kultur beträchtlich hinsichtlich ihres Gewichtes. Für die vorstehenden Untersuchungen kommt diese Tatsache wenig in Betracht; die Erklärung für diese Erscheinung wird später gegeben.

Außer in den Quotientenkurven habe ich die Zunahme der Trockensubstanz in Tafel IV in den Wachstumskurven ver-

anschaulicht. Die Zahlenbezeichnungen entsprechen denen der Tabellen I—III. Die Zeiten wurden als Abscissen und die wöchentlichen Zunahmen als Ordinaten eingetragen. In den Kurven IV, V und VI wurden 10 Gramm als Einheit genommen, in den übrigen 1 Gramm.

Was das Verhältnis der sechs Temperaturkurven zueinander betrifft, so erkennt man ohne weiteres den fast gleichen Verlauf derselben. In der ersten Kurve, die die Durchschnittstemperatur der Luft im Schatten charakterisiert, schwanken die Temperaturen zwischen 7° und 24°. In der zweiten Kurve, die die Temperatur der Erdoberfläche angibt, finden Schwankungen zwischen 9° und 29°



Tafel IV. Kurven der Trockensubstanzzunahme.

Die Zeiten sind als Abscissen, die entsprechenden Gewichtsmengen als Ordinaten eingetragen. Die beigefügten Zahlen entsprechen den Zahlen der Tabellen.

statt. Innerhalb des Erdbodens verwischen sich die Schwankungen mit zunehmender Tiefe. Es ist in einer Bodentiefe von

5 cm	das Minimum	4,6°,	das Maximum	22°;
10 „	„ „	5,4°,	„ „	21°;
20 „	„ „	8,4°,	„ „	21°;
40 „	„ „	11,1°,	„ „	21°.

In einer Tiefe von 40 cm, die etwa der Wurzellänge der Versuchspflanzen entspricht, beträgt demnach die Temperaturschwankung während der ganzen Wachstumsperiode nur 10°. Im Laufe des Monates Oktober betrug die Schwankungsdifferenz in dieser Bodentiefe 2,9°. Die zarten Wurzelspitzen werden also um so weniger Temperaturschwankungen ausgesetzt, als die Pflanze erstarkt.

Wie wir gesehen haben, ist im Allgemeinen die Pflanze hinsichtlich der Zunahme der Trockensubstanz wenig abhängig von

den durchschnittlichen Schwankungen der äußeren Bedingungen. Dagegen hängt dieselbe von inneren Verhältnissen ab. Dieses gilt jedoch nur für Pflanzen, die sich an für sie normalen Standorten befinden. Um den Einfluß andauernder Beschattung auf das Wachstum zu beobachten, wurde folgender Versuch angestellt:

Die Hälfte einer am 19. Juli angelegten Pflanzung wurde nach vierwöchentlichem Wachstum unter normalen Bedingungen allseitig durch Schattendächer beschattet. Nach zwei weiteren Wochen fand die erste Bestimmung des Gewichtes der Trockensubstanz bei Licht- und Schattenpflanzen statt. Die hierauf bezüglichen Quotientenkurven und Bestimmungen sind in Tafel III und in den Tabellen VII—X enthalten.

Der Quotient der Schattenpflanzen war um 0,11 geringer als der der Lichtpflanzen. Die Annahme, daß sich die Pflanze nunmehr dem Einfluß der verminderten Lichtintensität anpassen und unter Entfaltung einer erhöhten Assimilationstätigkeit die Einbuße an Substanz nachholen werde, erwies sich als unberechtigt. Während das Verhalten der Licht- und Schattenpflanzen nach zweiwöchentlicher Beschattung 76 : 65 war, wurde dasselbe nach drei weiteren Wochen bei den männlichen Exemplaren gleich 10,84 : 1,34 und bei den weiblichen Exemplaren gleich 16,7 : 2,0.

Auffallend erscheint die frühzeitige Differentiierung der Geschlechter, welche bei den Licht- wie Schattenpflanzen beobachtet wurde und offenbar durch die hinsichtlich der Jahreszeit späte Aussaat zu erklären ist. Quantitativ steht die Pflanze nach sechs Wochen der gleichaltrigen der ersten Aussaat, welche am 16. Juni stattfand, nicht sehr nach. Die innere Ausbildung ist jedoch bei der später gepflanzten bedeutend weiter vorgeschritten. Die gleiche Beobachtung wurde durch Vergleich meiner ersten Frühjahrspflanzung mit einer solchen gemacht, die im Botanischen Garten zu Bonn einige Wochen vorher angelegt worden war. Letztere schritt erst zur Differentiierung der Geschlechter, nachdem die Pflanzen meiner ersten Frühjahrssaat bereits die Fruchtbildung begonnen hatten. In diesem Falle ist jedoch die Verschiedenheit der Ernährung zu berücksichtigen. Die Substanz jener Pflanzen übertraf die der von mir angelegten Kultur um das zehnfache der Substanz. Genaue Bestimmungen konnten leider nicht gemacht werden, da die umständlichen Trockenvorrichtungen nicht ausreichten. Auf diese Weise ist es auch zu erklären, daß die Pflanzen der ersten und zweiten Kultur beträchtlich hinsichtlich ihres Gewichtes variieren (vgl. S. 57 drittletzte Zeile).

Es ist aus Vorstehendem ersichtlich, daß die Pflanze in erster Linie eine möglichst große assimilatorische Tätigkeit zwecks Erlangung eines möglichst großen Volumens entfaltet, da von der Stärke und Größe der Pflanze die Quantität ihrer Samenanlage abhängt. Es ist von größter Wichtigkeit, daß die Pflanze den Zeitpunkt der geschlechtlichen Differentiierung so wählt, daß sie einerseits ein möglichst großes Volumen erhält, andererseits ihren Hauptzweck, die Erzielung einer gesunden Nachkommenschaft, erfüllt. In allen Fällen sehen wir, daß die Pflanze dieser Zweck-

Tabelle VII.

Cannabis gigantea ♂. IV.—XII. Woche.

16. August bis 4. Oktober. Lichtpflanzen.

Datum der Bestimmung	Trockengewicht	Frischgewicht	Quotient	Prozentsatz	Bemerkungen
16. VIII. 4. Woche	0,12	0,81		15	
23. VIII. 5. „			2,5		
30. VIII. 6. „	0,76	4,5	2,5	17	
6. IX. 7. „			2,4		
13. IX. 8. „			2,4		Zu Beginn der 8. Woche Differentiierung der Geschlechter.
20. IX. 9. „	10,84	59,4	2,4	18	
27. IX. 10. „			1,2		
4. X. 11. „			1,2		
11. X. 12. „	17,7	75	1,2	24	D. L. 1,30 m. D. D. 10 mm. D. W. 25 cm.

Tabelle VIII.

Cannabis gigantea ♂. IV.—XII. Woche.

16. August bis 4. Oktober. Schattenpflanzen.

Datum der Bestimmung	Trockengewicht	Frischgewicht	Quotient	Prozentsatz	Bemerkungen
16. VIII. 4. Woche	0,12	0,81		15	
23. VIII. 5. „			2,3		
30. VIII. 6. „	0,65	4,3	2,3	15	
6. IX. 7. „			1,3		
13. IX. 8. „			1,3		Zu Beginn der 8. Woche Differentiierung der Geschlechter.
20. IX. 9. „	1,34	8,1	1,3	17	Internodien sehr lang; Blütenbildung ebensoweit vorgeschritten als bei den Lichtpflanzen.
27. IX. 10. „			1,1		
4. X. 11. „			1,1		
11. X. 12. „	1,75	10,3	1,1	17	D. L. 0,75 m. D. D. 4,6 mm. D. W. 7 cm.

Tabelle IX.

Cannabis gigantea ♀. IV.—XIV. Woche.

16. August bis 27. Oktober. Lichtpflanzen.

Datum der Bestimmung			Trockengewicht	Frischgewicht	Quotient	Prozentsatz	Bemerkungen
16. VIII.	4. Woche		0,12	0,81		15	
23. VIII.	5.	„			2,5		
30. VIII.	6.	„	0,76	4,5	2,5	17	
6. IX.	7.	„			2,8		
13. IX.	8.	„			2,8		
20. IX.	9.	„	16,7	96	2,8	18	D. L. 0,95 m. D. D. 12 mm.
27. IX.	10.	„			1,2		
4. X.	11.	„			1,2		
11. X.	12.	„	25,9	102	1,2	25	Früchte reif. Vergilbung kaum bemerkbar.
18. X.	13.	„			1,2		
27. X.	14.	„	34,96	149	1,2	23	D. L. 0,99 m. D. D. 13 mm. Vergilbung wenig fortgeschritten. Früchte zum Teil völlig reif.

Tabelle X.

Cannabis gigantea ♀. IV.—XII. Woche.

16. August bis 27. Oktober. Schattenpflanzen.

Datum der Bestimmung			Trockengewicht	Frischgewicht	Quotient	Prozentsatz	Bemerkungen
16. VIII.	4. Woche		0,12	0,81		15	
23. VIII.	5.	„			2,3		
30. VIII.	6.	„	0,65	4,3	2,3	15	Mehrere Exemplare liegen am Boden.
6. IX.	7.	„			1,45		
13. IX.	8.	„			1,45		
20. IX.	9.	„	2	14,1	1,45	14,2	Fruchtbildung hat begonnen.
27. IX.	10.	„			1,15		
4. X.	11.	„			1,15		
11. X.	12.	„	3,1	17,2	1,15	18	D. L. 0,56 m. D. D. 3 mm. Früchte so weit entwickelt als bei den Lichtpflanzen, zum Teil sehr groß.

mäßigkeit gerecht zu werden sucht. Je früher hinsichtlich der Jahreszeit die Aussaat stattfindet, um so mehr setzt die Pflanze im Stoffwechsel um. In den von mir beobachteten Fällen gelang es auf diese Weise, nämlich dadurch, daß die hinsichtlich der Jahreszeit später ausgesäte Pflanze bedeutend früher zur Blütenbildung schritt, der schwächlichen Pflanze stets eine gesunde, wenn auch quantitativ kleine Nachkommenschaft zu erzielen. Als ein weiteres Ergebnis meiner Bestimmungen führe ich noch folgendes an: Wenn Individuen einer späten Aussaat, die frühzeitig zur Samenentwicklung schritten, während der letzten Entwicklungszeit der Samen unter günstigen Existenzbedingungen lebten, wie es bei meinen Versuchen, die an einer erst am 30. August angelegten Kultur (vgl. Tabellen XI—XIV) angestellt wurden, der Fall war, so findet das plötzliche Fallen der Quotienten nach der Geschlechtsdifferentiierung in sehr verlangsamtem Maße im Gegensatz zu den Pflanzen statt, die früher ausgesät wurden.

Es findet nun ein Vergleich der Kurven, die durch die in den Tabellen VII—XIV aufgezeichneten Quotienten erhalten wurden, mit den Kurven statt, die durch die täglichen Markierungen der durchschnittlichen Tagestemperatur, der relativen Luftfeuchtigkeit, der Niederschläge und der Intensität des Sonnenlichtes erhalten wurden (vgl. Tafel III). Die Kurven der Bodentemperatur wurden nicht eingezeichnnt, da dieselben, wie schon erwähnt, einander fast parallel sind und durch die tägliche Durchschnittstemperatur bedingt werden. Da die Bestimmungen des Trockengewichtes am Donnerstag vorgenommen wurden, wurden die Durchschnittszahlen, die die wöchentlichen Kurven der beeinflussenden Faktoren ergeben, von Montag auf Montag berechnet. Es liegen den Tabellen VII—XIV Bestimmungen zugrunde, die alle vierzehn Tage gemacht wurden. Da sich nämlich das zu trocknende Material zu sehr häufte, konnten die ursprünglich vorgesehenen wöchentlichen Bestimmungen nicht durchgeführt werden. Es wurden aus den zweibezw. dreiwöchentlichen Quotienten die einwöchentlichen durch Radizieren erhalten.

Der Einfluß der äußeren Verhältnisse ist nur insofern zu konstatieren, als infolge der relativ günstigen Temperaturverhältnisse in den letzten Wochen das Fallen der Quotienten in verlangsamtem Maße vor sich geht. Bei der letzten, erst am 2. August angelegten Pflanzung, fand gleichfalls bis zur sechsten Woche die Zunahme proportional der Zunahme der Pflanzen der Frühjahrspflanzung statt. Hinsichtlich der inneren Vorgänge war jedoch eine Verschiedenheit zu erkennen, da die Blütenbildung auffallend früh begann. Nach der Blütenbildung fand das der ersten Frühjahrspflanzung charakteristische, bei der zweiten schon weniger beobachtete sofortige Fallen der Quotienten nach der Blütenbildung noch weniger statt. Ein Einfluß der äußeren Verhältnisse ist hinsichtlich der ansteigenden Temperaturkurve während der letzten Wochen zu erkennen. Auffallend erscheint das Steigen der Quotientenkurve, das in den letzten Wochen bei den männlichen Individuen von *Cannabis gigantea* beobachtet wurde, und das Fallen des ent-

sprechenden Kurventeiles für die weiblichen Pflanzen. Letzteres ist jedoch anormal und dadurch zu erklären, daß durch den Pollen der Pflanzen, die drei Wochen eher gesät waren, eine zu frühzeitige Befruchtung der jungen Pflanzen stattfand, welche den Wachstumsstillstand zur Folge hatte.

Was die Bestimmungen über den Prozentsatz an fester Substanz, die aus den Tabellen VII—XIV hervorgehen, betrifft, so ist hinsichtlich der Lichtpflanzen gleichfalls ein Steigen des Prozentsatzes mit zunehmendem Alter beobachtet worden, doch tritt dasselbe im Vergleich zu dem entsprechenden Ergebnis aus den Tabellen I—VI in geringerem Maße auf. Bei den Schattenpflanzen ist der Gehalt an Wasser auffallend groß, der bei beiden Geschlechtern 83 % ausmacht, während der Wassergehalt bei den Lichtpflanzen 76—77 % beträgt.

Auf die Resultate einiger weiterer Untersuchungen, in denen der Einfluß ungünstiger Lebensbedingungen auf den Verlauf des Wachstums untersucht wurde, soll kurz eingegangen werden.

Am 15. Juli wurden 200 Samen beider Arten in den Schatten einer feuchten Mauer ausgesät. Die Stelle war durch hohes Gesträuch andauernd beschattet. Eine Keimung der Samen trat nur bei etwa zehn Exemplaren ein. Die Pflanzen erschienen verkümmert und wiesen lange Internodien auf. Nach etwa fünf Wochen waren sämtliche Exemplare abgestorben, ohne zur Differentiierung der Geschlechter geschritten zu sein. Am 2. August wurde ebendorthin eine Anzahl von Exemplaren beider Arten gepflanzt, die drei Wochen vorher in größeren Töpfen zur Keimung gebracht worden waren. Neun Wochen nach der Keimung war bei beiden Arten die geschlechtliche Differentiierung eingetreten, Vergilbung wurde noch nicht beobachtet. Am Schlusse der zwölften Woche wurden folgende Verhältnisse angetroffen:

	Cannabis sativa		*Cannabis gigantea*	
	♂	♀	♂	♀
Trockengewicht:	0,048	0,24	0,27	0,31
Frischgewicht:	0,083	0,61	0,78	0,90
Durchschnittslänge:	13 cm	23 cm	31 cm	28 cm

Bei *Cannabis sativa* war Fruchtreife bereits eingetreten, bei *Cannabis gigantea* dieselbe noch nicht vollständig vollendet. Der Prozentsatz an Wassergehalt ist trotz des feuchten Standortes relativ gering. Nach der geschlechtlichen Differentiierung war eine Vermehrung der Substanz nicht eingetreten.

Am 18. Juli wurde eine Anzahl Samen von *Cannabis sativa* in kleine Blumentöpfe gesät und die Pflanzen auf diese Weise dem Einfluß ungünstiger Lebensbedingungen ausgesetzt. Nach sechs Wochen war die Befruchtung bereits eingetreten. In der Zeit vom 23. August bis zum 18. September wurde eine Zunahme der

Tabelle XI.

Cannabis sativa ♂. IV.—XII. Woche.

30. August bis 27. Oktober.

Datum der Bestimmung	Trockengewicht	Frischgewicht	Quotient	Prozentsatz	Bemerkungen
30. VIII. 4. Woche	0,13	0,64		20	
6. IX. 5. „			2		Z. T. schon Geschlechter erkenntlich.
13. IX. 6. „	0,51	2,43	2	21	
20. IX. 7. „			1,8		
27. IX. 8. „	1,6	6,65	1,8	24	
4. X. 9. „			1,5		
11. X. 10. „	3,5	11,4	1,5	33	D. L. 0,65 m. D. D. 4,2 mm. D. W. 8 cm. Stengel gekrümmt gewachsen.
18. X. 11. „					
27. X. 12. „					Sämtliche Exemplare völlig vergilbt. Blüten und Blätter abgefallen.

Tabelle XII.

Cannabis sativa ♂. IV.—XII. Woche.

30. August bis 27. Oktober.

Datum der Bestimmung	Trockengewicht	Frischgewicht	Quotient	Prozentsatz	Bemerkungen
30. VIII. 4. Woche	0,13	0,64		20	
6. IX. 5. „			2		
13. IX. 6. „	0,51	2,43	2	21	
20. IX. 7. „			2,7		
27. IV. 8. „	3,7	16	2,7	23	
4. X. 9. „			1,4		
11. X. 10. „	7,3	26,7	1,4	27	Geringe Verästelung, lange Internodien, Pflanzen gekrümmt gewachsen.
18. X. 11. „			1,2		
27. X. 12. „	11	42	1,2	26	D. L. 0,60 m. D. D. 7,8 mm. D. W. 10 cm. D. B. 1,6 mm. Kräftig entwickelt. Relativ viele Früchte.

Tabelle XIII.

Cannabis gigantea ♂. IV.—XII. Woche.
30. August bis 27. Oktober.

Datum der Bestimmung	Trockengewicht	Frischgewicht	Quotient	Prozentsatz	Bemerkungen
30. VIII. 4. Woche	0,14	0,82		17	
6. IX. 5. „			2,5		
13. IX. 6. „	0,89	4,8	2,5	22	D. L. 0,32 m.
20. IX. 7. „			1,6		Zu Beginn der 7. Woche Differentiierung der Geschlechter.
27. IX. 8. „	2,4	14,2	1,6	17	D. L. 0,48 m. D. D. 6 mm. D. W. 10 cm.
4. X. 9. „			1,3		
11. X. 10. „	4,3	27,4	1,3	16	Ziemlich lange Internodien. Stengel gekrümmt gewachsen.
18. X. 11. „			1,7		
27. X. 12. „	12,1	68,8	1,7	18	D. L. 1,23 m. D. D. 9,7 mm. Die unteren Blätter vergilbend.

Tabelle XIV.

Cannabis gigantea ♀. IV.—XII. Woche.
30. August bis 27. Oktober.

Datum der Bestimmung	Trockengewicht	Frischgewicht	Quotient	Prozentsatz	Bemerkungen
30. VIII. 4. Woche	0,14	0,82		17	
6. IX. 5. „			2,5		
13. IX. 6. „	0,89	4,8	2,5	22	
20. IX. 7. „			2,6		
27. IX. 8. „	6,29	40,7	2,6	15	
4. X. 9. „			1,1		
11. X. 10. „	7,2	37,7	1,1	19	Stengel gekrümmt, geringe Verzweigung.
18. X. 11. „			1,1		
27. X. 12. „	9	41,5	1,1	22	D. L. 0,90 m. D. D. 8,4 mm. Lange Internodien. Die meisten Pflanzen stark gekrümmt.

Substanz nicht beobachtet. Am 18. September wurden folgende Verhältnisse angetroffen:

	♂	♀
Trockensubstanz:	0,080	0,154
Frischsubstanz:	0,129	0,485
D. L.:	20 cm	13 cm

Verzeichnis der benutzten Literatur.

1. Kreusler, Beobachtungen über das Wachstum der Maispflanze. Bericht über die Versuche aus dem Jahre 1875. (Landwirtschaftliche Jahrbücher. Bd. VI. 1877.)

2. —, Beobachtungen über das Wachstum der Maispflanze. Bericht über die Versuche aus dem Jahre 1876. (Ibid.)

3. —, Trockensubstanzbestimmungen bei Mais. 1877. (Landwirtschaftliche Jahrbücher. Bd. VII. 1878.)

4. —, Beobachtungen über das Wachstum der Maispflanze. Versuche von 1878. (Landwirtschaftliche Jahrbücher. Bd. VIII. 1879.)

5. Hornberger, Chemische Untersuchungen über das Wachstum der Maispflanzen, unter Mitwirkung von Raumer. (Landwirtschaftliche Jahrbücher. Bd. XI. 1882.)

6. Kreusler, Über die Methode der Bestimmung der Assimilation und Atmung der Pflanzen und der diese Vorgänge beeinflussenden Elemente.
   Mitteilung I: Über den Einfluß des CO_2-Gehaltes der Luft. (Landwirtschaftliche Jahrbücher. Bd. XIV. 1885.)
   Mitteilung II: Abhängigkeit vom Entwicklungszustande; Temperatureinfluß. (Landwirtschaftliche Jahrbücher. Bd. XVI. 1887.)
   Mitteilung III: Einfluß der Temperatur; untere Grenze der Wirkung. (Landwirtschaftliche Jahrbücher. Bd. XVII. 1888.)
   Mitteilung IV: Verhalten bei höherer Temperatur; CO_2-Ausscheidung seitens getöteter Exemplare. (Landwirtschaftliche Jahrbücher. Bd. XIX. 1890.)

7. v. Sigmond, Über die Stoffzunahme zweier Kulturpflanzen. (Journal für Landwirtschaft. Bd. 48. 1900.)

8. Matthaei, Gabrielle L. C., Blackmann and F. Frost, Experimental researches on vegetable assimilation and respiration. IV. — A. Quantitative study of carbon-dioxyde assimilation and leaf temperature in natural illumination. (Proceedings of The Royal Society. Series B. Vol. 76. Nr. B. 5 II. Biological Sciences.)

9. Matthaei, Experimental researches on vegetable assimilation and respiration. III. — On the effect of temperature on carbon-dioxyde assimilation. (Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B. Vol 197. pp. 47—105.)

10. Blackmann, F. F., Optima and limiting factors. (Annals of Botany. 19. 1905. 281—295.)
11. Abegg, R., Der Temperatureinfluß auf die Entwicklungsgeschwindigkeit animalischen Lebens. (Zeitschrift für Elektrochemie. 1905. No. 33.)
12. Kanitz, A., Über den Einfluß der Kohlendioxydassimilation. (Zeitschrift für Elektrochemie. 1905. No. 42.)

Recherches sur l'origine du système sécréteur du Ginkgo biloba L.

Par

Andreas Sprecher.

Avec planche I et II et 19 figures dans le texte.

La littérature sur les canaux sécréteurs est considérable; mais néanmoins le sujet est loin d'être épuisé. Il y a encore des points obscurs, des cas douteux et une généralisation serait prématurée.

L'auteur du présent travail s'est proposé d'éclaircir l'origine des poches sécrétrices du *Ginkgo biloba*. Dans une petite note publiée dans le Bulletin de l'herbier Boissier[1]) il y a trois ans, il a déja conclu que ces poches ne naissent point d'une manière schizogène comme chez les autres Conifères, mais sont d'origine lysigène. Depuis il a continué ses recherches[2]).

Il n'y a pas longtemps[3]) on rangeait encore le *Ginkgo biloba* dans la famille des Taxacées. Mais finalement on a trouvé des caractères d'une importance capitale qui le distinguent des autres Conifères. Dans les „Nachträge zu den natürlichen Pflanzenfamilien" Engler en fait une famille à part, les Ginkgoacées, et en 1904, dans son „Syllabus der Pflanzenfamilien", les Ginkgoacées figurent comme classe, les Ginkgoales. D'autres auteurs aussi en font maintenant une classe[4]). Parmi les caractères distinctifs on peut citer:

1) La forme longuement pétiolée des feuilles, la forme large et profondément lobée à nervures dichotomiques du limbe, rappelant les feuilles d'*Adiantum*.
2) La présence d'oxalate de calcium dans tous les tissus: dans le liber et dans le parenchyme ligneux[5]).

[1]) Bulletin de l'herbier Boissier. 2. série. Tome III. 1903. p. 158.

[2]) Rapport de la commission chargée par la faculté des sciences de l'université de Genève d'examiner les travaux présentés pour le Prix Davy. Genève 1905.

[3]) Engler et Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien. 1889.

[4]) Seward, A. C., and Gowan, I., the maidenhair Tree (*Ginkgo biloba* L.). (Annals of Botany. Vol. XIV. 1900.)

[5]) Strasburger. Leitungsbahnen.

3) La présence de canaux ou de poches sécrétrices dans la moëlle [1]).
4) Le col des archégones composé seulement de deux cellules.
5) Les grains de pollen produisant des anthérozoïdes ciliés [2]).
6) Formation de l'embryon après la chute de la semence de l'arbre [3]).
7) Ressemblance de l'embryon avec celui des Cycadacées et même celui des Fougères eusporangiées et Lycopodiacées [4]).
8) Embryons qui, dans l'obscurité, ne verdissent pas comme ceux des autres Conifères [5]).
9) Le péricarpe de la semence et les cas de synspermie [6]).
10) La grande ancienneté des Ginkgoales: On les trouve jusqu'au Permien [7]).

Un autre caractère distinctif vis à vis des Conifères est l'origine des canaux sécréteurs. Jusqu'à présent les botanistes admettaient pour tous les Conifères des canaux sécréteurs d'origine schizogène, terme introduit dans la botanique par de Bary [8]). Tunmann [9]) dans un travail récent, donne aux poches sécrétrices du *Ginkgo* une origine schizo-lysigène dans le sens où Tschirch [10]) l'entend. Je ne suis donc pas d'accord avec Tunmann et après avoir examiné de nouveau mes préparations, je ne puis suivre cet auteur. Nous sommes ici, je crois, en présence d'un de ces cas difficiles à étudier et à classer, comme il s'en est déja présenté pour les canaux sécréteurs des Marattiacées que les uns [11]) tiennent pour schizogènes et les autres pour lysigènes [12]).

---

[1]) Van Tieghem, Mémoire sur les canaux sécréteurs des plantes. (Ann. des sc. nat. 5. série. Tome XVI. 1872).

[2]) Hirasé (S.), On the spermatozoid of *Ginkgo biloba* (Bot. Mag. Tokyo. 10. 1896. p. 325). Miyake K., The spermatozoid of *Ginkgo*. (Jour. of applied Microsc. and Laboratory Methods. Vol. 5).

[3]) Hirasé, S., Etude sur la fécondation et l'embryogénie du *Ginkgo biloba*. (Journ. Coll. Sci. Imp. Univers. Tokyo. 12. 1898. 103. 149.)

[4]) Arnoldi, W., Beiträge zur Morphologie der Gymnospermen. (Bulletin de l'institut d'agriculture. Varsovie 1903).

[5]) Molisch, H., Notiz über das Verhalten von *Ginkgo biloba* im Finstern. (Oestr. bot. Zeitschr. 1889).

[6]) Pirotta, R., Interno ad un caso di sinspermia nella *Ginkgo biloba*. (Bollettino della societa bot. Italiana. Firenze 1893. pag. 325.)

[7]) Heer, O., Zur Geschichte der Ginkgoartigen Bäume. (Englers bot. Jahrb. Jahrg. 1881). Schenk in Zittel, Handbuch der Palaeontologie. Bd. II. p. 260 ff.

[8]) De Bary, A., Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane.

[9]) Tunmann, O., Über die Harzgänge von *Ginkgo biloba*. (Zeitschr. d. allg. österr. Apothekervereins. 29 u. 30. 1905.)

[10]) Tschirch, Die Harze u. Harzbehälter. Leipzig 1900.

[11]) Brebner, G., On the mucilage-canals of the *Marattiaceae*. (Journ. of the Linn. Soc. Vol. XXX. p. 444.) — Brebner, G., On the anatomy of *Danaea* and other *Marattiaceae*. (Ann. of Botany. Vol. XVI. 1902.) — Lutz, L., Sur l'origine des canaux gommifères des Marattiacées. (Journ. de Bot. 12. 1898. Nr. 9. p. 133.)

[12]) Bretland Farmer, I., and Hill, T. G., On the arrangement and structure of the vascular strands in *Angiopteris erecta* and some other *Marattiaceae*. (Ann. of Botany. XVI. 1902.)

La lysigénie ne trouve plus guère grâce devant les botanistes je le sais; mais il y a certainement des cas douteux qui ne permettent pas de généraliser. Pour l'étude de ces cas les idées préconçues ne peuvent être que nuisibles.

Si nous prenons le type clairement schizogène comme il se présente, par exemple chez les Conifères, les Ombellifères, les Araliacées, les Composées, les Pittosporacées etc., nous voyons quelques cellules, trois, quatre, généralement issues d'une seule cellule mère, s'écarter, laissant entre elles un espace intercellulaire qui s'agrandit pour former une poche ou un canal sécréteur: poche, si la longueur ne dépasse pas de beaucoup la largeur; canal, si au contraire la longueur dépasse de beaucoup la largeur. Si les cellules qui s'écartent étaient des cellules quelconques du parenchyme, elles auraient la même grandeur que celles qui les entourent; mais ce n'est pas le cas, elles sont plus petites. Leurs noyaux, par contre, sont sinon plus grands, en tout cas aussi grands que ceux des cellules voisines; ils se



Fig. 1.
Section transversale d'un canal sécréteur du cylindre central dans une tige de *Hedera Helix*.

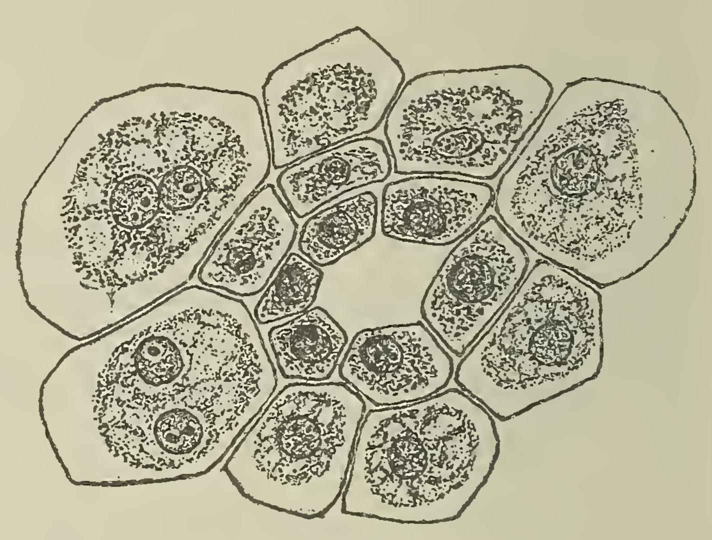


Fig. 2.
Un canal sécréteur un peu plus avancé.

placent presque toujours du côté du canal (Fig. 1 et 2). Voir à ce sujet Guignard[1]) qui a constaté pour les cellules qui bordent les canaux gommeux des Cycadacées et les canaux sécréteurs des Conifères, des Ombellifères et des Araliacées, un protoplasma très abondant et des noyaux placés généralement contre la paroi interne.

La chromatophilie des noyaux dans les cellules sécrétrices est bien plus accentuée que celle des noyaux dans les cellules voisines, ce qui dénote une plus grande richesse en chromatine et une plus grande activité si l'opinion de Korschelt[2]) et de tant d'autres est juste.

Chez les Conifères le noyau des cellules de bordure remplit, au moins dans les jeunes stades, presque toute la cellule (Fig. 3).

---

[1]) Guignard, Note sur les noyaux des cellules des tissus sécréteurs. (Bull. soc. bot. de France. Tome XXVIII).

[2]) Korschelt, E., Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns. (Zool. Jahrb. Abt. für Anatomie. Bd. IV. Jena 1891).

Ici la grandeur de la cellule n'est donc pas fonction de la quantité de la substance nucléaire comme Gerassimoff[1]) l'indique. Cela prouve que les conditions sont autres et que la grandeur du noyau doit être en rapport avec le rôle de la cellule comme élément sécréteur. Ces cellules de bordure ont l'aspect des cellules en suractivité et pourtant elles ne s'épuisent pas, et elles peuvent rester vivantes très longtemps. Ce n'est donc pas leurs propres éléments qui sont transformés en sécrétions. Leur fonction ne me paraît pas tout à fait définie. Les uns les considèrent comme le lieu de formation de la résine (Meyen, Mohl, Morren), les autres ne les tiennent pas pour directement actives dans l'élaboration de

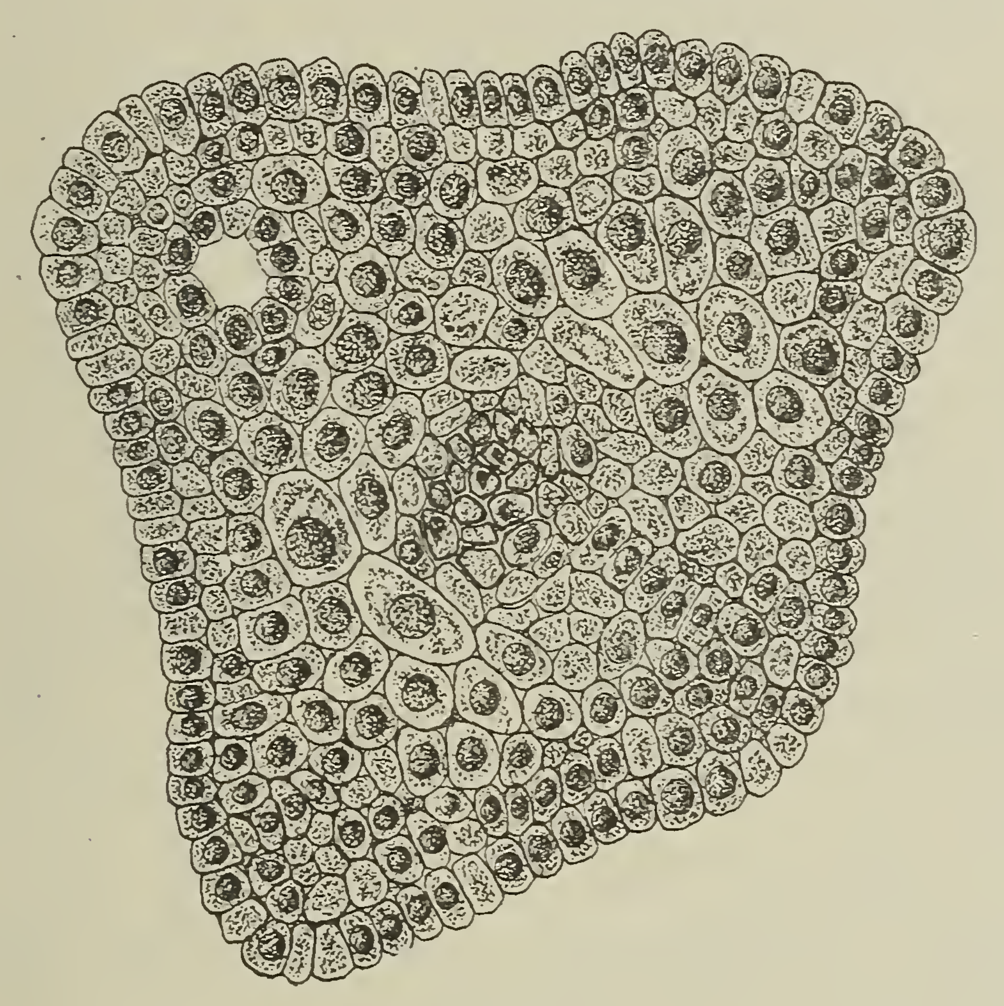


Fig. 3.
Section transversale d'une jeune feuille d'*Araucaria excelsa.*

cette substance. Tschirch donne dans son beau livre „Harze und Harzbehälter" un exposé historique très complet des controverses soulevées par cette question. Pour lui, ni la résine ni l'huile ne peuvent passer à travers des membranes imbibées d'eau; il faut donc chercher ailleurs l'origine de ces substances. Tschirch et ses élèves Becheraz[2]), Lutz[3]), Sieck[4]) voient l'origine de la résine dans la couche résinogène qui est la partie extérieure de

---

[1]) Gerassimoff, J., Die Abhängigkeit der Größe der Zelle von der Menge ihrer Kernmasse. (Zeitschr. f. allg. Physiologie. 1902.)

[2]) Becheraz, Über die Secretbildung in schizogenen Gängen. (Bot. Centralbl. Bd. 60. 1893.)

[3]) Lutz, G., Die oblito-schizogenen Secretbehälter der Myrtaceen. [Inaug.-Dissert.] Bern 1895. (Bot. Centralbl. Bd. 64.)

[4]) Sieck, W., Die schizolysigenen Secretbehälter. [Inaug.-Dissert.] Bern 1895.)

la membrane cellulaire tournée du côté du canal. D'après Tschirch la couche résinogène est une assise mucilagineuse d'une structure particulière. Sans vouloir émettre à ce sujet une opinion absolue, je dirai cependant qu'il me semble rationnel de donner aux cellules sécrétrices un rôle plus direct dans l'élaboration de la sécrétion. Pourquoi ces cellules se distingueraient-elles sans cela des autres par une plus grande activité? Pourquoi un noyau si riche en chromatine? On pourrait répondre ce que Briquet[1]) a constaté pour les cellules sécrétrices des poches des Myoporacées, que leurs noyaux jouent un rôle actif dans la formation de la couche résinogène. Je ne peux croire que la couche résinogène doive se former partout où il y a production de résine. L'exemple du *Ginkgo biloba* me confirme dans ma manière de voir. Les cellules sécrétrices sont pourvues par les tissus voisins de substances susceptibles d'être transformées en résine. Elles préparent la résine avec l'aide de la couche résinogène ou peutêtre, dans bien des cas, sans elle sous une forme diffusible qui lui permettrait de passer à travers la membrane pour subir dans le canal la transformation ultime en résine proprement dite. A aucun degré du développement du canal nous n'avons chez les Conifères et les autres familles citées plus haut de décomposition — excepté celle de la lamelle moyenne des cellules qui doivent s'écarter — ou d'écrasement, d'oblitération, mais simple écartement. Déja pour la dissolution de la lamelle moyenne, la cellule doit fournir un ferment, et c'est probablement une grande production de ferment qui intervient dans le phénomène de la lysigénie des poches sécrétrices du *Ginkgo* que nous allons étudier maintenant.

Le matériel de *Ginkgo biloba* provenant de Genève fut examiné à l'état frais et fixé dans les différents fixatifs. Les coupes ont été effectuées à la main et, dans les objets paraffinés, au microtome. Les différentes parties de la plante: racine, tige, pétiole, feuille, bractée, axes floraux, ovule et étamine ont été étudiées et cela non seulement à l'état adulte mais dès leur apparition dans les bourgeons récoltés au mois d'octobre.

Depuis le travail fondamental de Van Tieghem[2]) nous savons que le *Ginkgo* n'a pas de canaux sécréteurs dans la racine à aucun stade du développement. Le bois et le liber de la tige n'en contiennent pas davantage. D'autre part nous trouvons, contrairement à ce que l'on observe chez les autres Conifères, sur une section transversale de la tige 2 à 4 poches sécrétrices dans la moëlle. Elles ont une forme arrondie et sur la section transversale un diamètre de 0,15 à 0,2 mm. L'écorce primaire de la tige en contient aussi un nombre variable. Ce ne sont nulle part des canaux dans le sens des Conifères, mais des poches, signalées aussi par Eichler[3]) et d'autres. Naturellement elles subissent dans un or-

---

[1]) Briquet, J., Sur les poches sécrétrices schizo-lysigènes des Myoporacées. (C. R. Ac. Sc. CXXIII. 1896).

[2]) Van Tieghem, Les canaux sécréteurs des plantes. (Ann. des sc. nat. 5. série. Tome XVI. p. 186.)

[3]) Eichler, A. W., *Coniferae* in Engler u. Prantl, Die natürl. Pflanzenfamilien. II. Teil. Leipzig 1889.

gane allongé une traction dans le sens de l'axe, mais il n'y a jamais continuité entre deux poches; elles se trouvent simplement dans le prolongement l'une de l'autre. Le diamètre sur la section transversale peut varier entre 0,15 et 0,2 mm et sur la section longitudinale il peut aller jusqu'à 0,7 mm et plus.

Dans les pétioles je n'ai pu trouver la disposition régulière dont parle Van Tieghem: „En effet, le faisceau foliaire bifurqué non seulement possède, à son entrée dans le pétiole, 3 canaux disposés en arc sur sa face inférieure et qu'il a pris au parenchyme cortical, mais en outre il a au-dessus de lui un canal médian comme s'il avait entraîné avec lui le canal médullaire correspondant de la branche.“ Je crois que le nombre et la position des poches sécrétrices peuvent varier. La Fig. 4 représente des sections transversales d'un pétiole à sa base, la Fig. 5 au milieu et la Fig. 6 au sommet.

Entre chaque bifurcation du faisceau libéro-ligneux dans la feuille il y a une série de poches sécrétrices situées sur le pro-

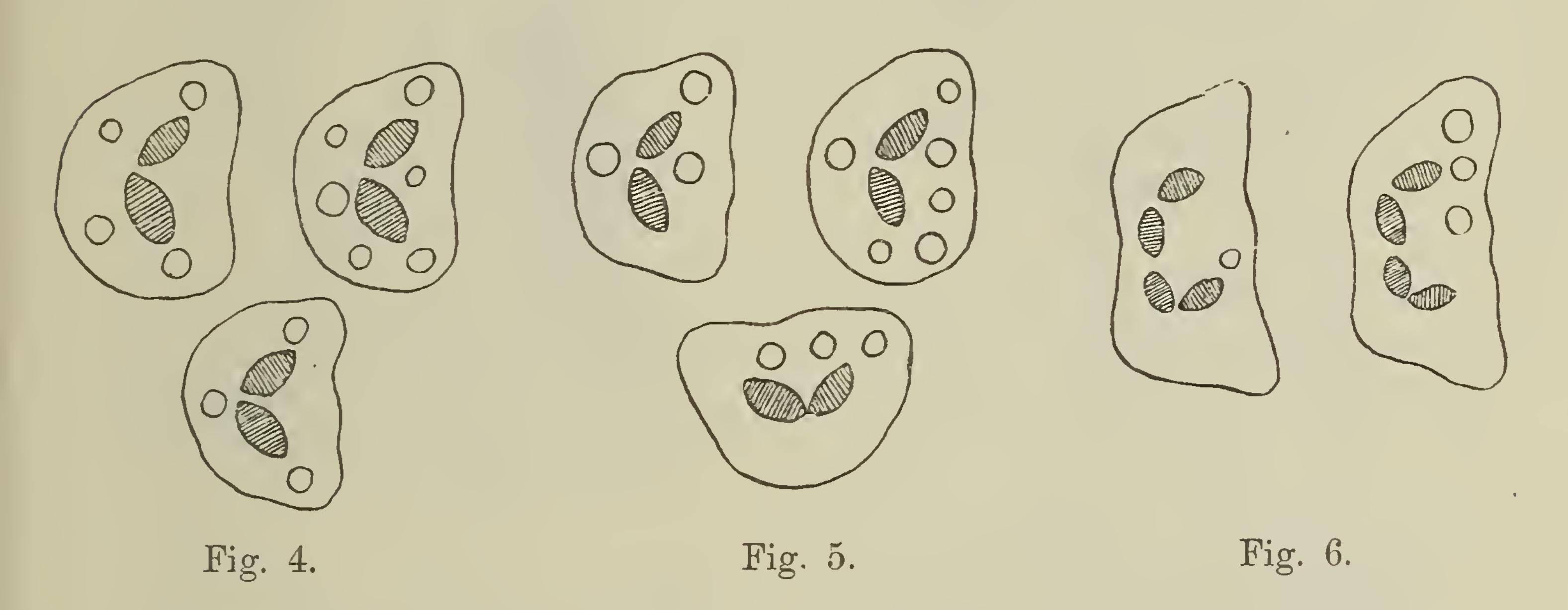


Fig. 4. Fig. 5. Fig. 6.

longement l'une de l'autre[1]). Le diamètre des poches dans les pétioles et les limbes varie de 0,05 à 0,2 mm; mais dans les jeunes organes il est généralement aussi grand que dans les feuilles et pétioles adultes. Cela montre leur importance surtout pour les jeunes stades. Elles prennent naissance de très bonne heure en même temps que les faisceaux libéro-ligneux. Les jeunes tissus en voie de différenciation active cherchent à se débarrasser de certains produits de désassimilation qui jouent pourtant dans l'économie de la plante certainement un rôle protecteur.

Dans l'axe floral les poches se forment plus tardivement; mais la base des ovules, la partie qui deviendra plus tard l'arille, et l'étamine, en présentent très tôt, et c'est là que l'on rencontre les plus grandes poches. Dans un ovule du 20 mai nous voyons des diamètres de 0,8, 0,64 mm jusqu'à 1 et 1,5 mm et dans un bourgeon récolté au commencement d'octobre j'ai examiné dans un ovule des poches d'un diamètre de 0,1 à 0,25 mm. Fig. 7.

---

[1]) Van Tieghem, loc. cit. — Fankhauser, J., Entwicklung des Stengels u. Blattes von *Ginkgo*. Bern 1882.

L'étamine présente à la même époque des poches encore plus grandes comme la Fig. 8 l'indique. Au-dessus des sacs polliniques il existe une seule et très grande poche qui peut avoir un diamètre de 0,2 à 0,34 mm et plus.

Ce qui a été dit à propos du nombre et de la position des poches sécrétrices dans la feuille peut être répété pour le pédoncule. Tous deux peuvent varier, mais en général le nombre augmente de beaucoup vers le haut, contrairement à ce que l'on observe chez la feuille, et leur volume augmente aussi. Les fig. 9, 10, et 11 donnent quelques schémas de sections transversales effectuées dans différents pédoncules à la base, au milieu et au sommet.

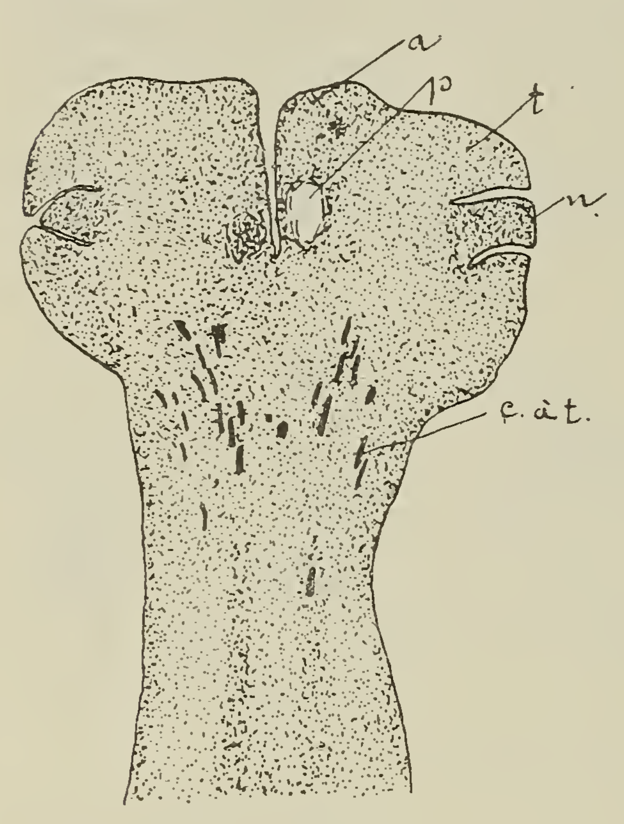


Fig 7.
Coupe longit. d'une fleur femelle récoltée en octobre.
a origine de l'arille. *p* poche sécrétrice. *t* tégument. *n* nucelle. *c à t* cellules à tannin.

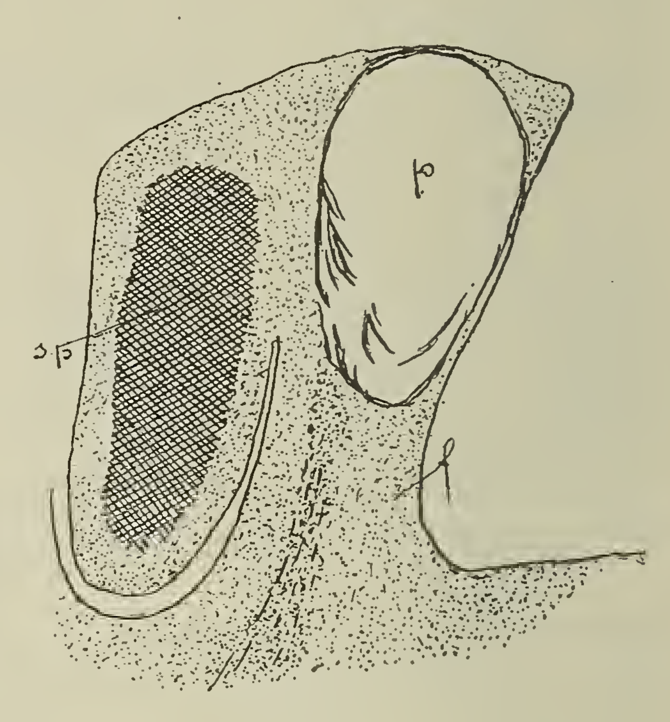


Fig. 8.
Section longit d'une jeune étamine récoltée le 10 oct.
p poche sécrétrice. *s p* sac pollinique avec l'archéspore. *f* filet de l'étamine.

L'axe floral mâle et le filet de l'étamine ne possèdent pas de poches sécrétrices. Le parenchyme est, dans ces parties, trop peu développé pour permettre la présence de poches. En ce qui concerne les fleurs, mâles et femelles, l'évidence du rôle protecteur saute aux yeux. Dans le voisinage immédiat des micro — et macro — spores il ne se trouve ni cellules à tannin ni poches sécrétrices. Toute substance nuisible à ces éléments importants a été retenue par les immenses poches situées soit à la base des ovules, — dans l'arille — et dans les téguments, soit au sommet des sacs polliniques (Fig. 8 et Fig. 12).

J'ai rencontré des poches qui se déversent en dehors. La Fig. 13 présente une fleur femelle du 29 oct. et sa bractée en section transversale. Les poches de l'ovule et deux de celles de la bractée ont formé un bec vers l'épiderme dans lequel était pratiqué une

ouverture. La Pl. I, Fig. 1 montre une de ces poches avec un plus fort grossissement. Leur diamètre varie de 0,13 à 0,16 mm. Les coupes sériées ne montrent point d'ouverture pour la poche Nr. 3, et en comparant sa bordure avec celle des autres poches 1, 2, 4 et 5, on remarque une différence: les cellules dans le Nr. 3 sont

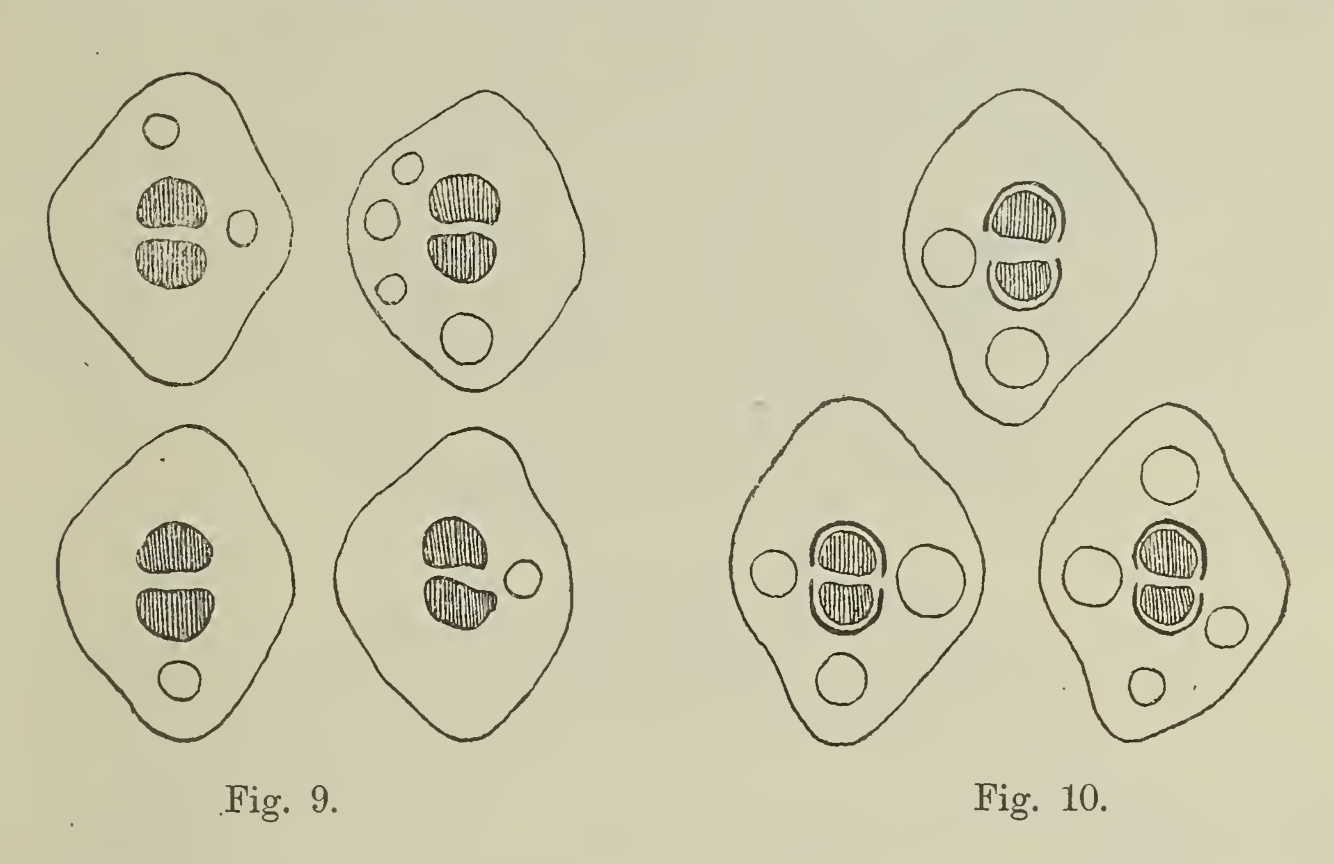


Fig. 9. Fig. 10.

sous une pression plus grande que celles dans les autres poches. Il y a donc probablement ouverture quand la pression interne devient trop forte, et la résine en se déversant alors à la surface sert ainsi à protéger l'organe.

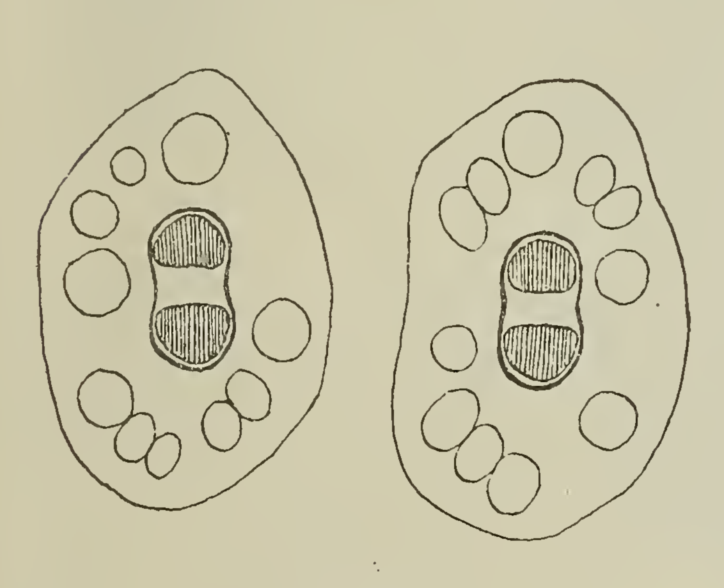


Fig. 11.

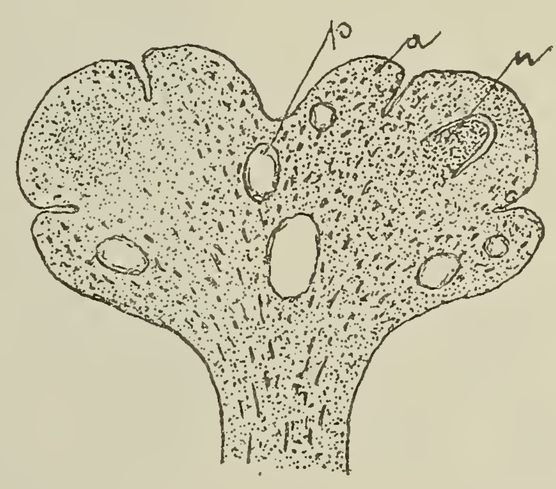


Fig. 12.
Sect. longit. d'une fleur femelle au mois d'avril.
p poche sécrétrice. *a* arille. *n* nucelle.

Le fait qu'il ne se trouve dans aucune partie de la racine et à aucun stade des éléments sécréteurs, pourrait nous indiquer le rapport qui existe entre l'assimilation d'un côté et la sécrétion et son rôle protecteur de l'autre.

Partout où il y a des poches sécrétrices il y a aussi des cellules ou des canaux à tannin. Des cellules tannifères situées les unes dans le prolongement des autres perdent leurs membranes

séparatrices et nous avons ce que Van Tieghem appelle des lactifères à tannin. Ce caractère rappelle beaucoup les Marattiacées où le système des canaux à gomme coexiste avec un système de cellules à tannin autour des stèles. Voir à ce sujet les travaux de Lutz, Brebner, Farmer cités plus haut. Chez le *Ginkgo* ces cellules sont surtout fréquentes autour des faisceaux libéro-ligneux. Elles montrent les réactions caractéristiques du tannin. Elles se colorent en brun avec le bichromate de potasse, en bleu avec l'acétate de cuivre et l'acétate de fer, en brun grisâtre avec l'acide chlorhydrique et l'acide osmique. La Fig. 2 Pl. I montre de ces cellules d'un jeune pédoncule coloré avec le mélange Hirasé (fuchsine et bleu de méthylène). Le noyau est en décomposition et finira à un stade plus avancé par disparaître. Les cellules à tannin sont plus allongées que les cellules voisines et d'après Farmer le

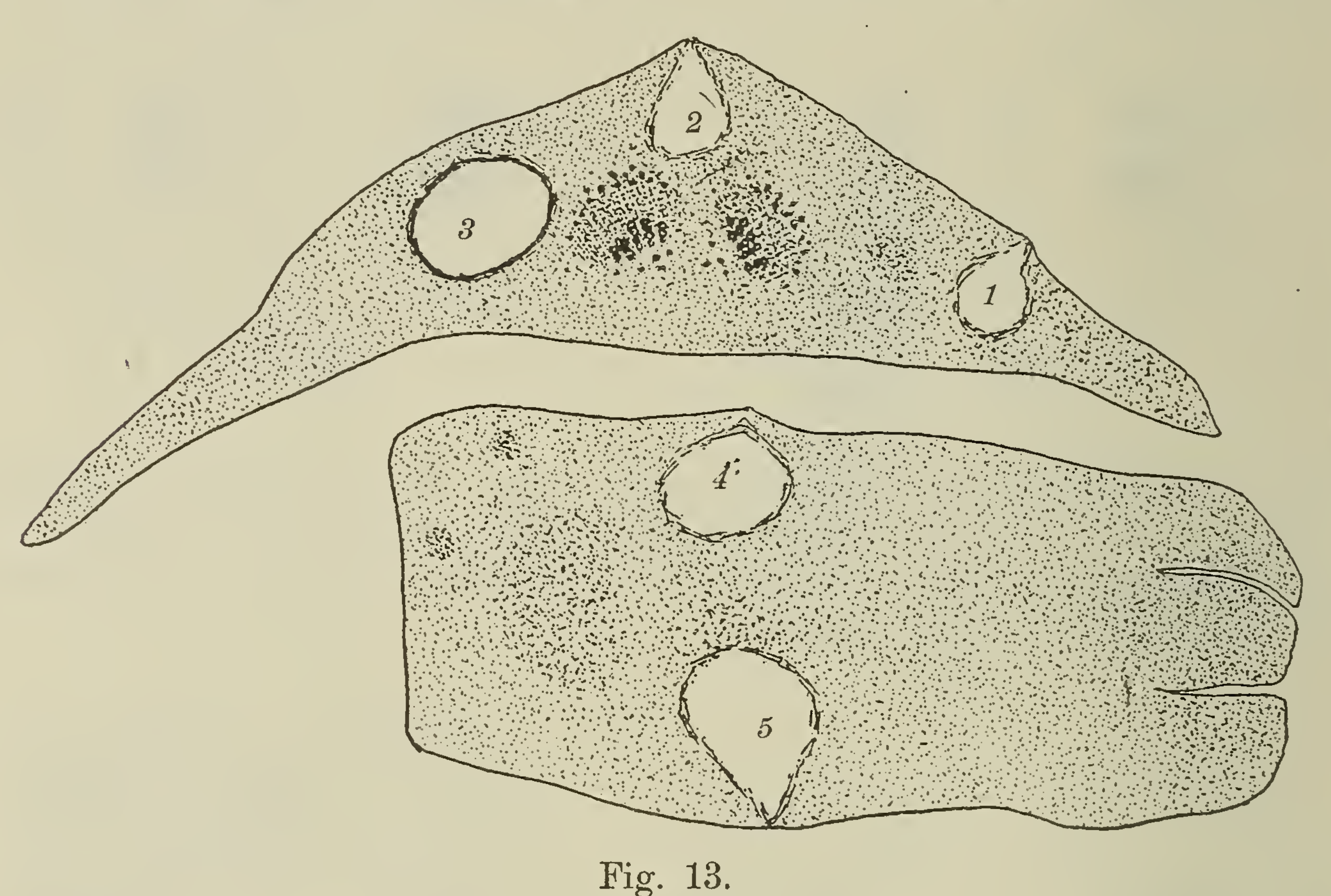


Fig. 13.

tannin empêcherait la cellule de se diviser mais non de s'allonger, et cela est compréhensible car le noyau étant anormal, ne peut plus diriger une division de la cellule. Dans le parenchyme du limbe et surtout dans l'assise sous-épidermique il y a des cellules tannifères mais qui se colorent moins fortement. (Fig. 14.)

L'anneau à cellules tannifères autour des faisceaux se trouve chez beaucoup de plantes fossiles. Scott[1]) pense que ces „sacs with dark contents" sont des cellules à tannin. Chez le *Ginkgo* elles se trouvent en très nombre dans l'arille comme c'est le cas pour les poches sécrétrices et plus tard on en voit beaucoup aussi dans la partie extérieure des téguments tandis que la partie interne qui est appelée à devenir le noyau dur n'en contient pas.

Pour avoir le commencement des poches il faut couper dans les tout jeunes organes. Sur une section longitudinale d'un bour-

[1]) Scott, Studies in fossil botany. London 1900.

geon du mois d'octobre (Fig. 15), nous trouvons dans les bractées des poches bien formées décrites plus haut qui s'étendent presque

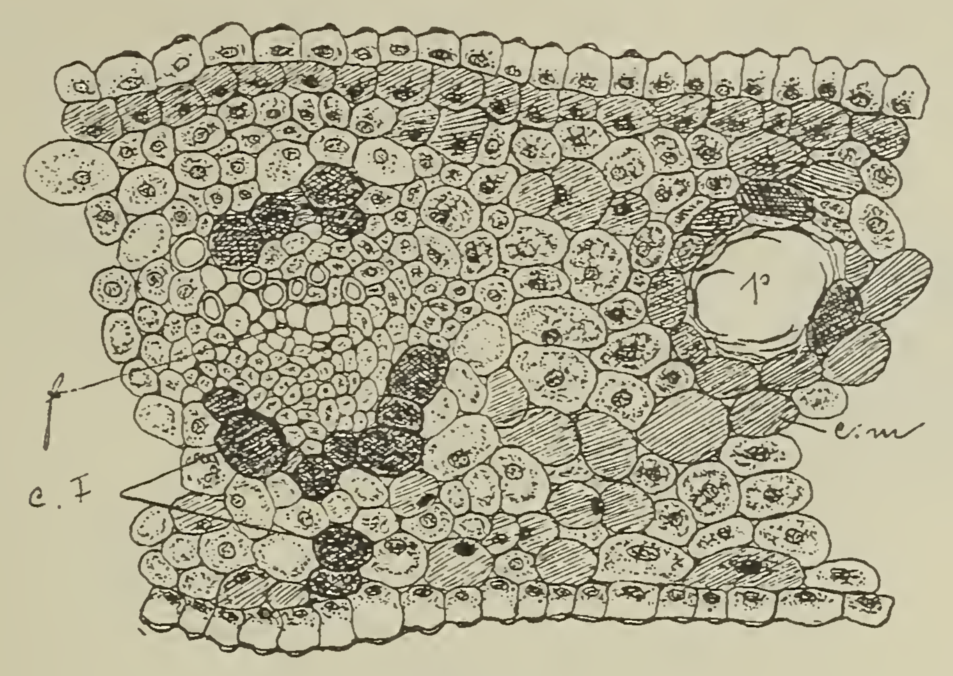


Fig. 14.
Sect. transversale dans une feuille.
f faisceau libéro-ligneux. *c t* cellules tannifères. *p* poches sécrétrices.
c m cellules contenant moins de tannin.

d'un épiderme à l'autre et qui peuvent se déverser en dehors. Dans le limbe des feuilles on les constate aussi. C'est dans les



Fig. 15.
Sect. longit. d'un bourgeon.
br bractée. *j f* jeunes feuilles. *p* poche en voie de formation.

premiers indices des feuilles quand le limbe se dessine à peine sur le pétiole formé en premier lieu qu'il faut chercher leur début. La Fig. 16 présente deux ovules séparés comme cela arrive quel-

quefois. Ils ont été récoltés au mois d'octobre. Les poches sécrétrices apparaissent à peu près avec le nucelle.

Ayant affaire à des objets petits et très délicats on n'arrive à produire des coupes sériées qu'en paraffinant. Pour se faire une idée exacte de l'origine il faut avoir des sections de toute une poche. Si on coupe avec le rasoir seulement au bord d'une

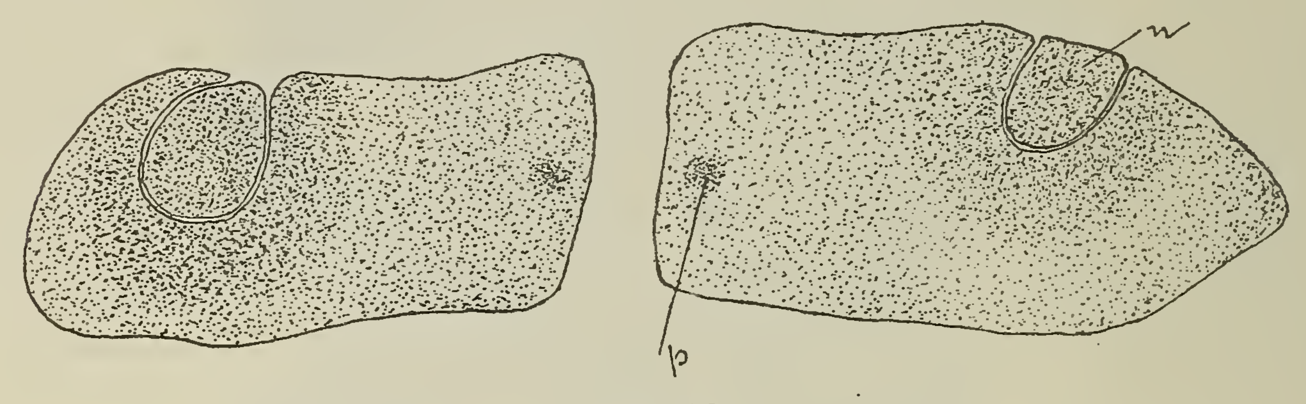


Fig. 16.
Sect. transv. de deux ovules.
n nucelle. *p* poche sécrétrice.

poche déja formée, on peut avoir l'impression d'une poche schizogène. Au premier stade du développement nous avons tout un groupe de cellules qui commencent à se spécialiser. Les membranes cellulaires perdent leur netteté. Le protoplasma et surtout les noyaux absorbent vivement les colorants ce qui indique une

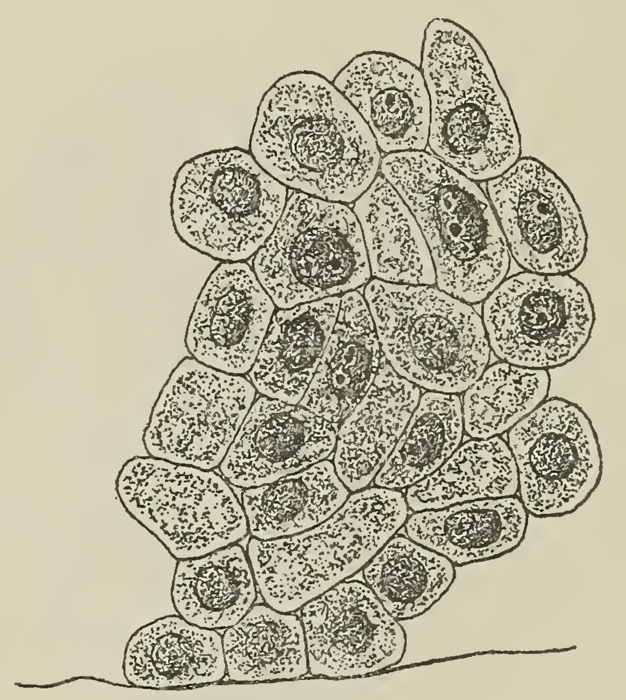


Fig. 17.
Poche en voie de formation. Fig. 16 vue avec un plus fort grossissement.
Sect. au milieu de la poche.

grande richesse en chromatine. La plupart des noyaux présentent encore une structure normale. Il y a quelques hypertrophies et le noyau montre de temps en temps le phénomène de la chromatolyse ou ce que les zoologistes appellent pycnosis. (Fig. 17.) La chromatine se contracte en masses irrégulières et anastomosées. Finalement tout le noyau se contracte en une masse erythrophile[1]).

[1]) Longo, B., Contribuzione alla cromatolisi nei nuclei vegetali. (Ann. R. st. Bot. Roma. IX. 1899.)

Si nous prenons deux sections effectuées au milieu d'une poche à un stade plus avancé (Fig. 1 et 2, Pl. II) nous constaterons que les cellules et les noyaux ont subi une déformation et que tout le groupe paraît malade. Les contours des cellules sont irréguliers et très peu visibles.

Le protoplasma est vacuolisé et les noyaux présentent une forme irrégulière; ils montrent le même phénomène que l'on a observé chez les cellules envahies par un parasite. Sapin-Trouffy[1]), Cavara[2]), Dangeard et Armand[3]), Chodat[4]), Ma-

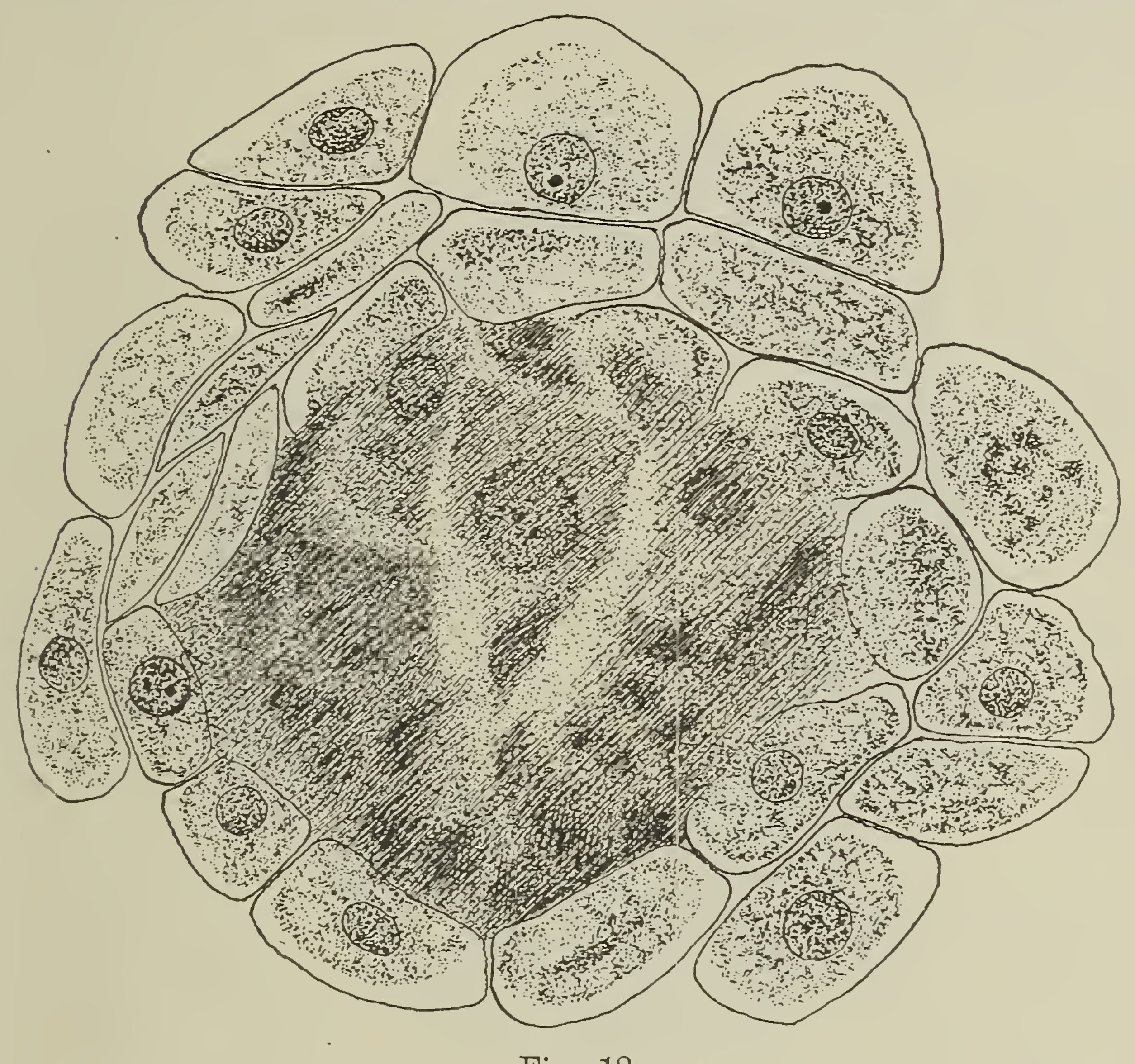


Fig. 18.

gnus[5]), Shibata[6]) ont étudié soit les cellules envahies par les Uredinées, soit les mycorrhizes, soit la symbiose des bactéries avec les Légumineuses, et ils ont toujours constaté une augmentation de chromatine. La cellule redouble d'activité ce qui amène une hy-

---

[1]) Sapin-Trouffy, Recherches histologiques sur la fam. des Uredinées. (Le Botaniste. 1896.)

[2]) Cavara, Ipertrofie e anomalie nuclearie in seguito a parasiti. (Rivista di patologia vegetale.)

[3]) Dangeard et Armand, Observations de biologie cellulaire. (Le Botaniste. Série V. 1897).

[4]) Chodat, R., Le noyau cellulaire dans quelques cas de parasitisme ou de symbiose cell. (Congrès bot. Paris 1900).

[5]) Magnus, W., Studien an den endotrophen Mycorrhizen v. *Neottia nidus avis* L. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXXV. 1900. Heft 2.)

[6]) Shibata, K., Cytologische Studien über die endotrophen Mycorrhizen. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 37. 1902.)

pertrophie de sa cavité et de son noyau. Par un travail exagéré le protoplasma s'épuise. Tôt ou tard le noyau perd ses contours réguliers et sa chromatine. Cela n'a pas lieu dans tous les cas, mais là où cela arrive, la cellule cesse d'accomplir ses fonctions, et son contenu est complètement désorganisé. Ce qui a aussi lieu chez le *Ginkgo*. Les membranes cellulaires commencent à disparaître, puis le protoplasma suit et c'est encore le noyau qui résiste le plus longtemps. Celui-ci peut montrer des figures karyokinétiques (Fig. 3, Pl. I) et nous avons ici le même phénomène que L. Huie[7]) et Rosenberg[8]) ont constaté dans les noyaux des cellules glan-



Fig. 19.
Sect. longit. dans une poche d'une bractée.

dulaires de *Drosera*. Je me permets de conclure comme le premier de ces auteurs que la présence des chromosomes serait ici plutôt la caractéristique d'une suractivité sécrétrice. Au milieu de ces cellules en désorganisation nous voyons apparaître la sécrétion à plusieurs endroits (Fig. 2, Pl. II). La poche se forme par détachement et dissolution de tout un groupe de cellules, et dans le contenu nagent des débris cellulaires (Fig. 18).

---

[3]) Huie, L., Changes in the cell-organs of *Drosera rotundifolia* produced by feeding with egg albumin. (Quarterly Journal of microscop. Science. Vol. XXXIX. 1897).

[4]) Rosenberg, Physiologisch-cytologische Studien über *Drosera rotundifolia.* Upsala 1899.

Les couches qui limitent la poche primitive divisent leurs cellules dans un sens tangentiel et souvent plusieurs assises de cellules sont écrasées dans le sens radial par la forte pression à l'intérieur de la poche. Elles finissent aussi par être décomposées pour agrandir la poche; c'est ce qui arrive surtout dans les bractées où la sécrétion de la résine est très abondante en vue de protéger les jeunes feuilles. (Fig. 19.)

Fankhauser[1]) dit que les cellules qui bordent le réservoir sécréteur dans les écailles peuvent dans la suite pousser des appendices en forme de poils dans la cavité sécrétrice. Il a probablement pris des restes cellulaires pour des excroissances des éléments de bordure.

Je répète que le développement lysigène s'observe surtout bien dans les parties très jeunes de la plante et avant tout dans les jeunes ovules. Il y aura peut-être là encore un rapprochement aux Marattiacées qui montrent d'après Farmer and Hill[2]), dans les jeunes tiges, clairement l'origine lysigène des poches gommifères tandis que d'autres auteurs, ayant étudié surtout sur les plantes adultes les voient naître d'une manière schizogène. (Brebner et Lutz)[3]).

Dans les organes adultes les poches sont plus ou moins nettement délimitées par un epithelium à membrane mince et cellulosique (Fig. 4, Pl. I). L'activité de l'organe a diminué et les poches sécrétrices finissent par entrer en repos. Leurs cellules de bordure peuvent même se cutiniser et montrent avec le réactif genevois (chrysoïdine et rouge congo) une coloration jaune. Déja avant d'être entrées dans ce stade les cellules à tannin donnent avec ce réactif une coloration jaune (Fig. 4, Pl. I).

Tout porte à croire que l'on a affaire dans les jeunes organes à un état pathologique. La plante produit des ferments en vue de la formation d'une poche. Le cytoplasma des cellules du tissu sécréteur devient d'abord plus dense et est dépourvu de vacuoles. Le volume du noyau, sa chromatine et ses nucléoles augmentent. La chromatine se condense en masses compactes. C'est le point culminant de l'activité. Les cellules réagissent au commencement contre la maladie comme elles réagissent contre tout envahisseur. Au stade suivant nous avons en partie résorption de la membrane cellulaire et nucléaire et par suite le noyau émet des prolongements amoebiformes; sa chromatophilie commence à diminuer aussi. Ensuite nous avons la fin de la sécrétion, et un complet épuisement. Le cytoplasma et les noyaux montrent des vacuoles et les noyaux, très appauvris, ont des formes bizarres. La membrane nucléaire n'existe plus et finalement le noyau est dissout. La formation de la résine a commencé, et c'est d'abord le tissu sécréteur primitif qui est transformé en résine, puis ensuite les substances apportées par les couches de cellules voisines. Au cours

[1]) Frankhauser, J., loc. cit. p. 73.
[2]) Farmer, J. B. and Hill, T. G., loc. cit. p. 69.
[3]) Brebner, G., loc. cit. p. 69,; Lutz, L., loc. cit. p. 69.

de cette résinification les ferments seront neutralisés et la plante produit une espéce de parenchyme cicatriciel qui limite la poche, voilà pourquoi celle-ci présente dans les organes adultes une bordure de cellules plus ou moins définie.

On comprendra facilement que la vraie schizogénie est exclue ici. Sur ce point Mr. Tunmann est d'accord avec moi. C'est donc aussi cette absence de schizogénie dans la formation des canaux sécréteurs qui sépare les Ginkgoales des Coniferales et les rapprochent des Marattiacées. J'ai examiné aussi les Cycadacées à ce sujet; et bien que leur schizogénie ne soit pas aussi nette que celle des Conifères il y a pourtant ce mode de formation des poches gommiféres. Nous avons au commencement aussi un groupe de cellules qui se différencient comme cela arrive chez le *Ginkgo*, mais ensuite les éléments au milieu s'écartent et dans les interstices apparaît la gomme. Le décollement s'effectue un peu irrégulièrement mais toutefois il n'y a jamais ces états de destruction de cellules comme chez le *Ginkgo*.

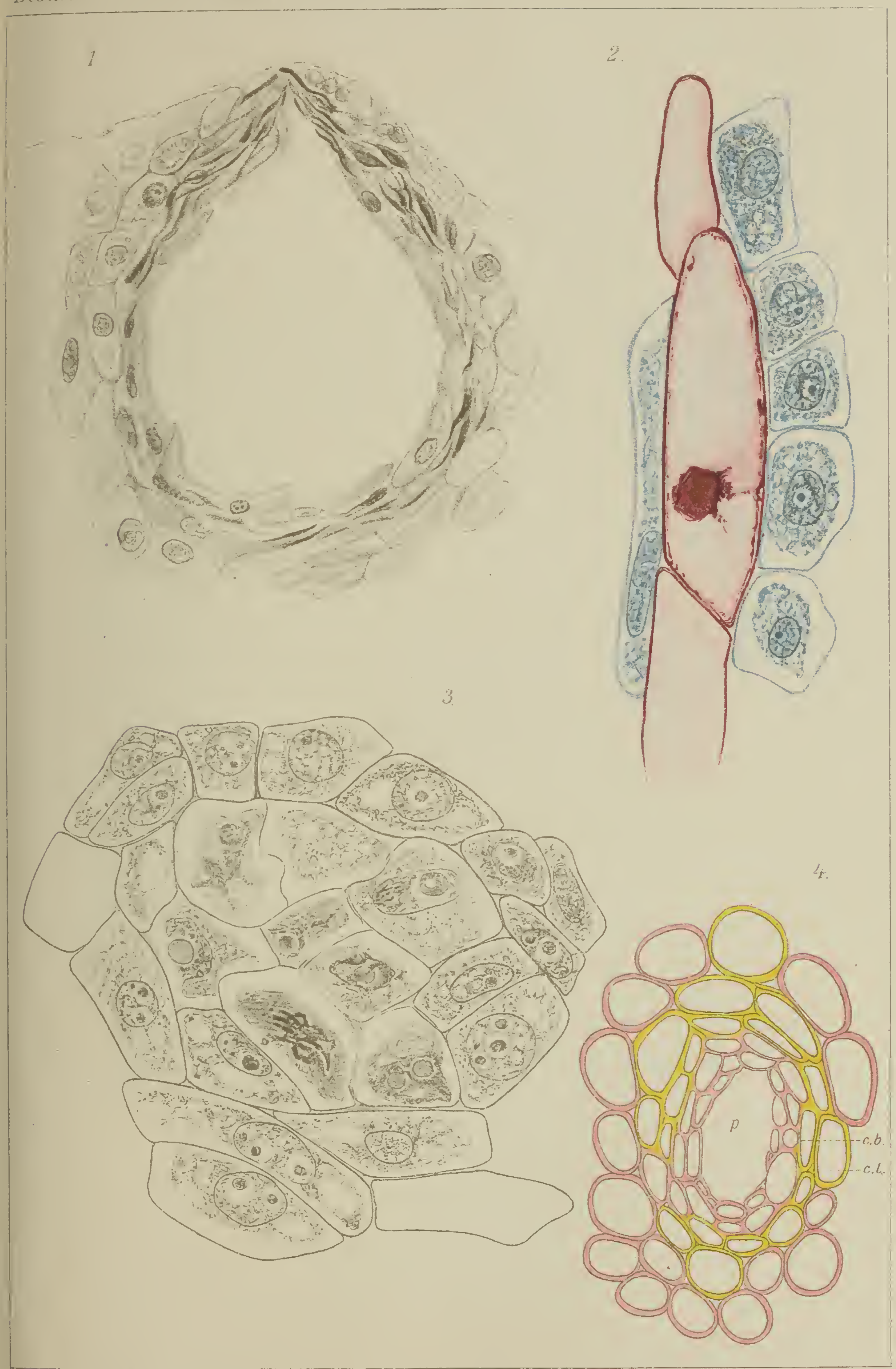
Tschirch a introduit deux termes nouveaux pour ce qui n'est pas simplement schizogène ou lysigène — soit schizolysigène et oblitoschizogène. Le premier de ces termes pourrait être pris en considération car d'après cette théorie il y a tout au commencement écartement et ensuite décomposition. C'est ce que Tunmann admet. Mais cet écartement n'a pas lieu. La poche se forme par décollement et destruction d'un groupe de cellules. Je ne vois pas de raison pour changer l'opinion émise il y a trois ans, et je prétends ici que les poches sécrétrices du *Ginkgo* naissent d'une manière lysigène.

Genève, été 1906.

Explication des planches.

Pl. I. Fig. 1. Section d'une poche sécrétrice se déversant en dehors.
„ 2. Cellules d'un jeune pédoncule colorées avec un mélange de fuchsine et de bleu de méthylène. Cellules tannifères en rouge.
„ 3. Section d'une poche sécrétrice en voie de formation.
„ 4. Section d'une poche sécrétrice dans un organe adulte, colorée avec le réactif genevois. Les cellules tannifères sont jaunes.

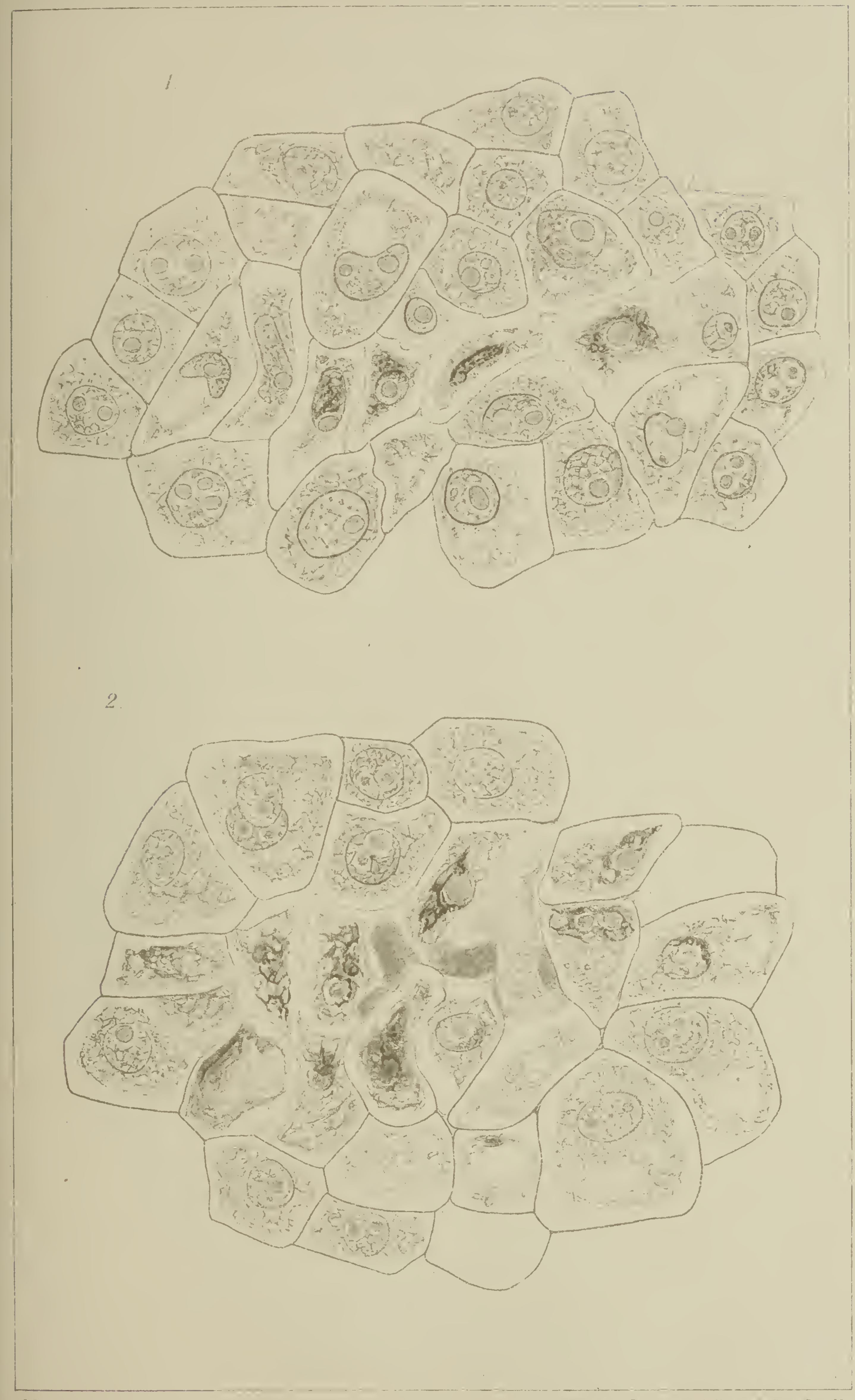
Pl. II. Fig. 1. et 2. Deux sections effectuées au milieu d'une poche en voie de formation.



M. A. Sprecher del.

Verlag und Druck von C. Heinrich, Dresden-N.


BRITISH MUSEUM
B
D
NATURAL HISTORY



M. A. Sprecher del.   Verlag und Druck von C. Heinrich, Dresden-N.



Einige weitere biologische Beobachtungen.

Von

Friedrich Hildebrand.

I. Der Besuch der Insekten bei Mercurialis annua und anderen windblütigen Pflanzen.

In meiner kleinen Schrift: Über Ähnlichkeiten im Pflanzenreich hatte ich Seite 65 auch eine kurze Zusammenstellung von solchen Eigenschaften an Pflanzen gemacht, welche mir für das Leben derselben nutzlos erschienen und dabei unter anderem den Duft erwähnt, welchen die männlichen Blüten von *Mercurialis annua* sehr stark entwickeln. Diesem entgegen stellte F. E. Weiß[1]) die *Mercurialis annua* als einen Insektenblütler dar, was mich dazu veranlaßte, nähere Beobachtungen an dieser Pflanze im vorigen Sommer anzustellen; dabei ergab sich folgendes:

Es zeigte sich, daß meine Darstellung, als ob *Mercurialis annua* nicht von Insekten besucht werde, nicht zutreffend sei; aber ebenso zeigte sich auch, daß dieser Insektenbesuch, welchen ich nur an männlichen Pflanzen der *Mercurialis annua* beobachtete, für die Bestäubung der weiblichen von keinem Nutzen sei, denn diese wurden von den Bienen niemals besucht, sondern nur die männlichen. Es dürfte nun von einigem Interesse sein, meine Beobachtungen anzuführen, welche ich im vergangenen Juli an vier Pflanzen von *Mercurialis annua* anstellte, zwei männlichen und zwei weiblichen, welche in einer Entfernung von etwa 30 cm voneinander auf einem Acker sehr üppig wuchsen und blühten.

Am 19. Juli traf ich früh morgens zwei Bienen an, welche an den beiden männlichen Pflanzen eifrig Pollen sammelten. Wenn sie beim Umherfliegen in die Nähe einer der beiden weiblichen Pflanzen gerieten, so schienen sie sehr bald zu bemerken, daß an diesen für sie nichts zu holen sei; sie machten sogleich Kehrt und flogen zu den männlichen zurück, brachten also keinen Pollen auf die Narben der weiblichen Pflanzen.

Am 20. Juli beobachtete ich um $^1/_2$9 Uhr morgens an den betreffenden Pflanzen wieder eine Biene und zwar etwa eine halbe Stunde lang, die besuchte nur die beiden männlichen Pflanzen, bald

[1]) Weiß, F. E., Die Blütenbiologie von *Mercurialis*. (Ber. d. D. bot. Ges. 1906. S. 501.)

an der einen, bald an der anderen Pollen sammelnd; wenn sie beim Verlassen der einen männlichen Pflanze in die Nähe einer weiblichen kam, so machte sie jedesmal vor derselben Kehrt, sobald sie noch einige Zentimeter von ihr entfernt war und aller Wahrscheinlichkeit nach erkannte, daß an derselben für sie nichts zu holen sei.

Am 23. Juli fand ich gegen 9 Uhr morgens wieder eine Biene an den beiden männlichen Pflanzen eifrig Pollen sammelnd. Sobald sie sich einer weiblichen näherte, kehrte sie um und flog wieder an eine männliche zurück. Als ich sie nun nach einiger Zeit verjagte, so kam sie doch sehr bald wieder zurück und flog direkt zu einer männlichen Pflanze; noch einmal verjagt, näherte sie sich beim baldigen Zurückkehren zuerst zwar einer weiblichen Pflanze, machte aber ein Stück vor derselben Kehrt und ging zum Sammeln von Pollen an eine der männlichen; ein drittes Mal noch stärker verjagt, kehrte sie nicht wieder zurück.

Am 24. Juli fand ich um 1/2 9 Uhr morgens an einer der männlichen Pflanzen eine Biene vor, welche schon schwer mit Pollen sich beladen hatte; leicht zweimal verjagt, kehrte sie bald zu derselben Pflanze wieder zurück; bei stärkerer dritter Verjagung kam sie nicht wieder, wahrscheinlich, weil sie sich schon ganz mit Pollen beladen hatte.

Am 25. Juli beobachtete ich um 1/2 9 Uhr wieder eine Biene an einer der beiden männlichen Pflanzen; als ich sie verjagte kehrte sie alsbald zu derselben Pflanze zurück; noch einmal verjagt, flog sie, aus weiter Ferne zurückkehrend, zuerst in die Nähe von einer der weiblichen Pflanzen, machte aber immer ein Stück vor jedem von deren Zweigen Kehrt und begab sich dann wieder zu einer der beiden männlichen Pflanzen.

Am 26. Juli traf ich trotz des trüben Wetters eine Biene an, welche an beiden männlichen Pflanzen Pollen sammelte; beim Verlassen der einen oder anderen derselben flog sie manchmal zu einer weiblichen, kehrte aber, als sie in die Nähe der einzelnen Zweige kam, wieder um und flog zu einer männlichen.

Am 27. Juli beobachtete ich bei hellem Sonnenschein um 1/2 9 Uhr wieder zwei Bienen, beide wieder nur an den männlichen Pflanzen. Als ich sie verjagte, kehrten sie meist sogleich wieder zu diesen zurück; nur zweimal wandte sich die eine der beiden bei ihrer Rückkehr gegen eine weibliche Pflanze, kehrte aber dicht vor derselben um und flog zu einer männlichen.

Auch am 28. Juli waren um 9 Uhr zwei Bienen an den männlichen Pflanzen mit dem Sammeln von Pollen beschäftigt und kehrten, wenn ich sie verjagte, alsbald wieder zu diesen zurück.

Aus den vorstehenden Beobachtungen geht nun hervor, daß ich mich, wie schon oben erwähnt wurde, geirrt hatte, wenn ich sagte, daß die Blüten von *Mercurialis annua* nie von Insekten besucht würden; aber es geht aus denselben andererseits auch dies hervor, daß dieser Besuch sich nicht auf die weiblichen Blüten erstreckt, ungeachtet der von Weiß l. c. S. 502 abgebildeten Staminodien, welche nach demselben an ihrer Spitze Zuckersaft ausscheiden, der jedoch gar keine Anziehungskraft auf die Insekten

auszuüben scheint, also vollständig nutzlos ist. Es zeigte sich, daß die Bienen von den männlichen Pflanzen niemals zu den weiblichen flogen, also bei diesen eine Bestäubung auch nicht bewerkstelligten, welche hier allein durch den Wind vollzogen wird. Ob die weiblichen Blüten einen Duft ausströmen, ist sehr zweifelhaft; jedenfalls ist derselbe nicht so stark, um die Bienen anzulocken, da diese sich nach den von mir gemachten Beobachtungen nur zu den männlichen Blüten wenden. An diesen ist der Duft, welchen sie ausströmen, nur für die Bienen von Wert, indem er ihnen den Pollen anzeigt; für die Bestäubung der weiblichen Pflanzen ist hingegen dieser Duft und die Folge dessen, das Besuchtwerden der männlichen Blüten, ganz nutzlos, da die Insekten von den männlichen Pflanzen nie zu den weiblichen fliegen; die Bestäubung dieser wird nach meinen Beobachtungen allein durch den Wind bewirkt, so daß *Mercurialis annua* nach wie vor zu den windblütigen Pflanzen zu rechnen ist. Allerdings sind auch hier die Pollenkörner, was auch schon Weiß angibt, nicht vollständig glatt, wie dies für sonstige Windblütler charakteristisch ist, sie stäuben aber dennoch leicht bei dem Aufgeben der Antheren auseinander, indem die Rauhigkeit ihrer Oberfläche nicht dazu ausreicht, daß sie zu mehreren aneinanderhaften, was auch dadurch verhindert wird, daß eine ölige Ausscheidung, wie diese an den Pollenkörnern vieler Insektenblütler sich findet, hier vollständig fehlt. Immerhin mag die schwache Rauhigkeit an den Pollenkörnern als ein Nachklang von früherer Insektenblütigkeit der *Mercurialis annua* angesehen werden, ebenso wie man einen solchen in den Staminodien der weiblichen Blüten von *Mercurialis* erkennen kann; heutzutage findet nach meinen Beobachtungen die Bestäubung nur durch den Wind statt, und die schwachrauhe Oberfläche der Pollenkörner ist ebensowenig von Nutzen für die Bestäubung, wie der Duft der männlichen Blüten von *Mercurialis annua.*

Daß Insekten an einem ausgesprochenen Windblütler manchmal Pollen holen, beobachtete ich mehrfach bei *Taxus baccata,* wo man in manchen Frühjahren die Bienen in großen Mengen und sehr begierig beim Pollensammeln finden kann. So trat nach meinen Aufzeichnungen am 21. März 1904 nach anhaltender Kälte plötzlich ein warmer Frühlingstag ein, und es schwärmten nun an den männlichen Taxusbüschen an den nun schnell sich öffnenden Blüten Honigbienen in großen Mengen umher. Sobald eine Biene beim Anfliegen eine Blüte berührte, erhob sich bei der ganz ruhigen Luft aus derselben ein Pollenwölkchen, eine sehr interessante Erscheinung. Die den Pollen sammelnden Bienen wurden bei dem starken Stäuben der Blüten am ganzen Körper mit Pollen bedeckt; an die Beine klebten sie sich denselben in großen Klumpen an. Es blühten zu dieser Zeit in jenem Jahre erst nur wenige Pflanzen, nämlich Weiden, Crocus, Schneeglöckchen und Leberblümchen, so daß es also zu dieser Zeit noch wenig für die Bienen

zu sammeln gab. Ähnlich verhielt sich die Sache in einem oder dem anderen der vorhergehenden, von mir nicht näher aufgezeichneten Jahre, wo die Bienen wohl auch dadurch veranlaßt wurden an den Taxusblüten Pollen zu holen, daß sie sonst noch nichts für sich fanden; waren hingegen zur Zeit der Taxusblüte schon die Blüten verschiedener anderer Pflanzen offen, so bemerkte ich, daß an den Taxusbüschen der Besuch der Insekten ein sehr spärlicher war.

Namentlich zeigte sich aber im Frühjahr 1895 dieser Zusammenhang des Besuchtwerdens der Taxusblüten durch die Insekten mit dem Offensein der Blüten an anderen Pflanzen. In diesem Jahre kam das Frühlingswetter ungewöhnlich spät, und als am 9. April die Taxusblüten aufgingen, waren noch erst ganz wenige andere Blüten für die Bienen offen. Diese fanden sich nun in ganz ungeheuren Mengen an den Taxusbüschen ein und schwärmten an diesen, Pollen sammelnd, ebenso stark umher, wie im Sommer zum Honigsammeln an den Lindenblüten. Als dann in den folgenden Tagen an vielen anderen Pflanzen die Blüten sich öffneten, da wurde der Besuch der Bienen an den Taxusbüschen ganz auffallend geringer und hörte bald ganz auf, ungeachtet sich noch ziemlich zahlreiche neue Blüten an den Büschen öffneten, welche den Bienen Pollen liefern konnten.

Im Frühjahr 1896, wo nach kühler Zeit am 18. März das Blühen der Frühlingspflanzen begann, so auch bei den Taxusbüschen, fanden sich sogleich an diesen viele Bienen ein, um Pollen zu sammeln; als aber an den folgenden Tagen viele andere Frühlingsblumen sich öffneten, wurde der Besuch der Taxusbüsche ein auffallend geringerer, was teilweise auch wohl damit zusammenhing, daß nun die meisten Blüten daran schon verstäubt waren. — In dem zeitigen Frühlingswetter von 1897 öffneten sich die Taxusblüten schon am 15. März, und es erschienen an ihnen alsbald ziemlich viele Bienen, jedoch nicht so viele, wie sonst; es blühten schon die Ulmen, viele Helleborusarten und andere Frühlingspflanzen.

Zu erwähnen ist noch, daß in allen diesen Fällen, wo an den Blüten der männlichen Taxuspflanzen zahlreich die Bienen zum Pollensammeln sich einfanden, keine einzige derselben an den weiblichen Taxusstöcken beobachtet werden konnte, welche dicht neben den männlichen standen, und von denen doch zu vermuten war, daß die von den Samenanlagen an deren Spitze ausgeschiedene Flüssigkeit die Bienen anlocken konnte. Es findet hier also bei *Taxus,* ebenso wie bei *Mercurialis annua,* die Bestäubung der weiblichen Blüten allein durch den Wind statt, obgleich die männlichen Blüten von den Insekten besucht werden.

Daß an den Kätzchen von *Corylus Avellana* sich im Frühling Insekten finden, welche eifrig Pollen sammeln habe ich — Hermann Müller gibt: Befruchtung der Blumen durch Insekten S. 90, nur eine von ihm gemachte Beobachtung an — mehrfach gesehen, wobei ich, ebenso wie Hermann Müller, es niemals wahrnahm, daß eine der an den aus den männlichen Blüten zusammengesetzten Kätzchen

beschäftigte Biene sich zu einer der weiblichen Blüten begab; die Bestäubung dieser findet hiernach immer nur durch den Wind statt, ungeachtet die männlichen Blüten manchmal von Insekten besucht werden.

Aus dem Umstande, daß Bienen an solchen Windblütlern Pollen manchmal sammeln, welche im Frühjahr blühen, wo noch nicht viele andere Blüten offen sind, könnte man vermuten, daß im Sommer Insekten von Windblütlern fern bleiben würden; dies ist aber durchaus nicht der Fall. Ein sehr auffallendes Beispiel zeigte sich mir bei *Cannabis sativa,* wo ich schon in früheren Jahren an männlichen Pflanzen einige Bienen beobachtete, welche dort Pollen sammelten; aber in diesem Jahre, 1907, war dieser Besuch Ende Juni und Anfang Juli ein ganz auffallender: große Mengen von Bienen waren eifrig mit Sammeln von Pollen an den Blüten beschäftigt und auch eine Anzahl von kleinen Hummeln; kein einziges Insekt ging aber an die Blüten der zwischen den männlichen Pflanzen stehenden weiblichen.

Auch an den männlichen Blüten von *Typha latifolia* beobachtete ich einmal Bienen beim Sammeln von Pollen.

Aus den vorstehenden Beispielen, welche sich wohl bei näherer Aufmerksamkeit noch durch andere würden vermehren lassen, dürfte hervorgehen, daß es eine Reihe von Windblütlern gibt, an deren männlichen Blüten der Pollen von Insekten gesammelt wird, ohne daß diese denselben auf die weiblichen Blüten befördern, und daß hier etwaige Anlockungsmittel, welche sich an den männlichen Blüten für die Insekten finden, nur für diese von Nutzen sind, für die Bestäubung der weiblichen Blüten aber durchaus nicht.

2. Das Aufgehen der Blüten von Ipomoea grandiflora.

Der Sommer dieses Jahres 1907 zeichnete sich in Süddeutschland, so auch in Freiburg i. B., durch anhaltende Trockenheit und große Hitze aus, was auf viele Pflanzen einen sehr ungünstigen Einfluß ausübte, dieselben blieben in ihrer Vegetation fast ganz stille stehen, andere kamen hingegen zu einer nie bis dahin hier beobachteten Üppigkeit, nicht nur im Wachstum, sondern auch im Blühen. Hierhin gehört namentlich die tropische *Ipomoea grandiflora,* welche im Frühjahr ausgepflanzt, sonst nicht vor Mitte September bei uns ihre Blüten zu entfalten pflegt, bei manchen Witterungsverhältnissen sogar überhaupt nicht zum Blühen kommt, während diesmal die Knospen schon im Juli zu erscheinen anfingen, und die ersten Blüten, deren Blumenkronen eine leuchtend weiße Farbe bei einem Durchmesser von 13—14 cm haben, schon Mitte August aufgingen. Anfang September waren sie in ganz auffallender, nie vorher gesehener Pracht vorhanden und zeigten mir nun bei ihrem Aufgehen viele Abende hintereinander eine Schnelligkeit, wie sie vielleicht bei keiner anderen Blüte — abgesehen einige Orchideen — beobachtet worden ist, so daß es wohl angebracht erscheint,

über dieses schnelle Aufgehen und die Umstände, unter welchen dasselbe stattfindet, einen Bericht zu geben.

Diejenigen Blütenknospen, welche am Abend aufgehen werden, zeichnen sich vor den anderen am Nachmittag bald dadurch aus, daß sie viel größer und heller grün sind als die andern, jüngeren; ihre rechts gewundenen Falten liegen aber bis zum Abend noch eng aneinander, namentlich an der Spitze der Knospe. An dieser beginnt dann bei dem Sinken der Belichtung ein Auseinanderweichen in fünf kleine Spitzchen, und nun kann man sicher sein, daß alsbald ein Aufgehen der ganzen Blüte stattfinden wird, was nun auch wirklich in ganz überraschender Schnelligkeit geschieht, so daß viele Personen, welche ich an verschiedenen Abenden zu diesem Schauspiel herbeirief, dessen Abwickelung ich mit Sicherheit voraussagen konnte, in Erstaunen gerieten, wenn vor ihren Augen die Blumenkronen sich öffneten und manchmal nach kaum einer Minute ganz zur horizontalen Ausbreitung sich entfalteten. Bei diesem Entfalten bewegten sich an der Spitze der Blumenkrone die Zipfel zuerst allmählich auseinander, worauf die rechts gedrehten Falten der Blumenkrone in schnellerem Tempo derartig auseinandergingen, daß fünf Tüten gebildet wurden, durch welche man in den Grund der Blüte hineinsehen konnte. Dieses Auseinanderrollen der oberen Teile der Blumenkrone war ein so schnelles, daß diese Bewegungen dem Stiele der Blüte manchmal derartig mitgeteilt wurden, so daß die ganze Blüte, bei vollständiger Stille der Luft, leicht hin und her wackelte, eine höchst merkwürdige Erscheinung. An dieses schnelle Tempo im Aufgehen der Blumenkrone schloß sich dann ein etwas langsameres an bei der Ausbreitung des ganzen oberen Teiles der unten röhrigen Blumenkrone in eine horizontale Fläche. Der ganze Vorgang war mit den Augen leicht in kurzer Zeit zu verfolgen, und jedermann gab zu, daß diese Schnelligkeit des Aufgehens mit derjenigen, wie sie ja allgemein von der Königin der Nacht bekannt ist, garnicht zu vergleichen sei, auch nicht mit derjenigen, welche im Frühjahr Blüten von Crocus und Tulpen zeigen, wenn sie von draußen, aus dem Kühlen in das warme Zimmer gebracht werden.

Nachdem ich dieses interessante, nicht für möglich gehaltene Schauspiel mehrere Abende hintereinander beobachtet und auch andere Personen an meiner Beobachtung hatte teilnehmen lassen, schien es mir — leider erst nach mehreren Tagen — geeignet, nähere Aufzeichnungen über die Umstände, unter welchen das so schnelle Aufgehen der Blüten von *Ipomoea grandiflora* stattfindet, zu machen, um daraus allgemeinere Schlüsse ziehen zu können. Ich entnehme diesen Aufzeichnungen Folgendes:

Am 9. September gehen nach einem sehr warmen und hellen Tage gegen $^1/_2$7 Uhr abends 15 Blüten mit der oben beschriebenen Schnelligkeit auf, und zwar in schneller Reihenfolge hintereinander, entsprechend dem gleichmäßigen Licht und der gleichen Temperatur, welchen alle Knospen den Tag über ausgesetzt waren.

Am 10. September ist es bei 12° morgens nebelig, erst gegen Mittag tritt die Sonne nur schwach bei 20°, im Schatten, hervor. Offenbar infolge hiervon öffnen sich die ersten von den sieben

Knospen erst um 1/2 8 Uhr; es sind dies diejenigeu, welche am Tage garnicht beschattet waren, während die anderen, von welchen ein Pfirsichstrauch einen Teil des Tages über das Licht etwas abhielt, erst zwischen 8 und 9 Uhr aufgehen, so daß hier in auffallender Weise der Einfluß der vorherigen Belichtung auf die Zeit des Aufgehens der Blüten zu erkennen ist.

Am 11. September ist es morgens wieder ganz klar, die gestern Abend aufgegangenen Blüten schließen sich gegen Mittag, wo die Temperatur im Schatten 20° beträgt. Von den zwölf neuen Blüten öffnen sich die ersten schon um 3/4 7 Uhr; bis 1/4 8 Uhr ist die letzte offen. Die Reihenfolge im Aufgehen der Blüten ist wieder wie am gestrigen Tage, indem die vom Pfirsichbusch tagsüber etwas beschatteten später und auch etwas langsamer aufgehen, als diejenigen, welche den ganzen Tag über gleichmäßig der Sonne ausgesetzt waren.

Am 12. September ist es am Morgen bei 12° ganz klar, am Mittag sind es 20° bei noch ganz klarem Himmel. Zwischen 4 und 5 Uhr verdunkelt sich dieser durch ein herannahendes Gewitter; infolge hiervon öffnet sich schon um 3/4 6 Uhr die erste, am Tage am stärksten besonnte Blüte, ihr folgt die nächste bald nach 6 Uhr und um 1/2 7 Uhr sind alle acht Blüten offen, während an den vorhergehenden hellen Tagen nie eine Blüte sich vor 1/2 7 Uhr zu öffnen anfing; es war hier allso deutlich zu erkennen, daß das Sinken der Belichtung und nicht etwa das der Temperatur die Ursache des Aufgehens der Blüten war.

Am 13. September, wo es den Tag über wieder hell und warm ist, mittags 18°, öffnen sich neun Blüten, zwischen 3/4 7 und 1/4 8 Uhr, wiederum diejenigen zuerst, welche den Tag über andauernd gleichmäßig belichtet waren.

Am 14. September sind es morgens 20°, den Tag über ist es teils trübe und schwül. Die erste der elf Blüten öffnet sich um 7 Uhr, die vorletzte erst um 1/2 8 Uhr, die letzte noch später. Es zeigt sich der Einfluß der Tagesbelichtung und der dadurch bedingten Ausreifung der Knospen auf die Zeit des Aufgehens derselben am Abend.

Am 15. September morgens nur 11°, trübe den ganzen Tag über, teils Regen. Von den für das Aufgehen am Abend geeignet erscheinenden Knospen ist bis 8 Uhr noch keine geöffnet, zwei von ihnen öffnen sich erst nach 10 Uhr.

Am 16. September sind es morgens nur 7°, es ist aber hell, später bewölkt. Von den vier Knospen, welche am Abend zuvor sich nicht geöffnet haben, gehen zwei zwischen 1 und 2 Uhr nachmittags ganz langsam auf, also zu einer Zeit, wo die Beleuchtung, aber nicht die Temperatur, angefangen hat geringer zu werden; um 3/4 6 Uhr öffnet sich die dritte Knospe noch langsamer, als die vorhergehenden, und erst nach 7 Uhr die letzte. Keine einzige neue Knospe ist den Tag über für das Aufblühen am Abend genug ausgereift; für den folgenden Tag scheint sich nur eine zum Aufgehen vorzubereiten; alle diesen Tag über aufgehenden Blüten bleiben vollständig duftlos.

Am 17. September morgens nur 4½°; die von gestern noch offenen Blüten sind mittags ganz duftlos, noch um 2 Uhr ganz straff ausgebreitet, verwelken erst gegen 4 Uhr. Erst zwischen 8 und 10 Uhr gehen zwei neue Blüten auf.

Am 18. September morgens 7°, mittags 14°. Um 6 Uhr fangen zwei Blüten an sehr langsam aufzugehen; um ½7 Uhr haben sie erst die Gestalt eines mit seiner flachen Seite nach oben gerichteteten Kegels; um 8 Uhr sind sie noch nicht ganz flach.

Am 19. September morgens 4°, mittags 15°; erst um 7 Uhr fangen zwei Blüten an sich zu öffnen, welche um 10 Uhr noch lange nicht ganz flach sind.

Am 20. September morgens 6°, Nebel, bald Sonne, mittags 15°; die beiden Blüten von gestern verwelken, ohne sich ganz ausgebreitet zu haben, keine neue Blüte beginnt sich zu öffnen.

Am 21. September morgens 7°, Nebel, nur zwei der gestern am weitesten vorgerückten Knospen an der Spitze schwach geöffnet, davon die eine um 11 Uhr flach ausgebreitet.

Am 22. September morgens 7½°, Nebel, keine Blüte geöffnet; gegen Mittag wird es klar bei 16°, und nun öffnen sich gegen Abend acht Blüten, von denen aber nicht alle sich flach ausbreiten.

Am 23. September neuer Nebel, die gestern Abend aufgegangenen Blüten verwelken gegen Mittag bei 15°, gegen Abend gehen mehrere neue Blüten auf.

Am 24. und 25. September ist es wieder klar und wärmer, und es öffnen sich nun wieder am Abend mehrere Blüten — worüber keine bestimmten Notizen gemacht wurden.

Am 26. September ganz klar, mittags 22°; um ¾7 Uhr sind schon zwei Blüten geöffnet und ganz flach, zwei weitere öffnen sich fast ebensoschnell, wie diejenigen am Anfang des Monats; bis 10 Uhr sind noch mehrere weitere Blüten aufgegangen.

In den folgenden Tagen war es weiter wieder hell und wärmer, und es gingen nun wieder jeden Abend mehrere Blüten auf, worüber aber keine näheren Notizen weiter gemacht wurden. Nur so viel sei bemerkt, daß die betreffende Pflanze das durch die dunklere und kühlere Zeit gehemmte Blühen so zu sagen wieder nachholte, indem an ihr die Blüten reichlicher aufgingen, als früher; am 29. September, wo es morgens 9° war, zählte ich nicht weniger als siebzehn.

Als dann das Wetter später im Oktober wieder düsterer und namentlich kühler wurde, bildeten sich zwar noch neue Knospen aus, von denen aber selten hier und da eine sich so weit entwickelte, daß ihre Blumenkronen sich beim Aufgehen flach ausbreitete; meistenteils blieben die Blumenkronen auf dem Punkt, wo sie sich bald öffnen sollten, stehen und verwelkten dann bald.

Als Ergebnis der vorstehenden Aufzeichnungen läßt sich Folgendes zusammenfassen: die Zeit des Aufgehens der Blüten von *Ipomoea grandiflora* hängt einesteils von dem Sinken der Belichtung ab, nicht von einem bestimmten niederen Belichtungsgrad, oder von dem Sinken der Temperatur — andernteils aber auch davon, wie die Knospen vorher durch Belichtung und die mit dieser verbundenen

Temperatur bis zu einem bestimmten Grad vorbereitet, ausgereift sind. Dies wird sich auch für viele andere, des Abends sich öffnende Blüten feststellen lassen, und ich lege daher den vorstehenden über diesen Punkt gemachten Bemerkungen keinen besonderen Wert bei. Hingegen dürfte es von Interesse sein, auf die ganz unglaublich schnelle Bewegung der Blüten bei deren Aufgehen aufmerksam gemacht zu haben. Bei uns in Deutschland wird es vielleicht nicht sobald wieder zu einer solchen mit Trockenheit verbundenen Hitze kommen, wie es in dem vergangenen Sommer an einigen Orten der Fall war; in südlicheren Ländern, wahrscheinlich schon in Italien, kann dies aber doch leicht geschehen, und so wird man dort dieses schnelle Aufgehen der genannten Blüten wohl öfter beobachten können und dabei Gelegenheit haben, meine im letzten Sommer leider zu spät in genauerer Weise angestellten Beobachtungen zu wiederholen und zu erweitern. Jedenfalls ist das ungemein schnelle Aufgehen der Blüten von *Ipomoea grandiflora* eine Erscheinung, welche der näheren, wiederholten Beobachtung wert ist und auf jedermann einen überraschenden Eindruck machen wird.

3. Über die Wirtspflanzen von Cuscuta europaea und Cuscuta lupuliformis.

Bekanntlich leben von den Schmarotzerpflanzen einige Arten, jede nur auf einer einzigen, ganz bestimmten Unterlage, während andere auf mehreren, teils sehr verschiedenen Nährpflanzen wachsen. Letzteres ist auch bei *Cuscuta europaea* und *lupuliformis* der Fall. Aber wenn dies auch bekannt ist, so dürfte es vielleicht von einigem Interesse sein, wenn ich einen kurzen, zusammenstellenden Bericht von meinen Beobachtungen gebe, welche ich im Verlauf der Jahre nicht nur in der Flora von Freiburg, sondern auch an verschiedenen anderen Orten über das Vorkommen der beiden genannten Cuscutaarten auf sehr verschiedenen Unterlagen gemacht habe.

Was zuerst die *Cuscuta europaea* angeht, so fand ich dieselbe am Ufer der Dreisam zwischen Freiburg und dem Dorfe Lehen auf nicht weniger als elf verschiedenen Unterlagen wachsend. Jedoch will ich die an diesem Orte gemachten Beobachtungen nicht in einer Reihe hintereinander zusammenstellen, sondern lieber die verschiedenen Nährpflanzen, auf denen ich überhaupt die *Cuscuta europaea* schmarotzend vorfand, nach Familien geordnet angeben.

Auf *Urticifloren* scheint *Cuscuta europaea* am meisten zu schmarotzen, und es ist dies allgemein von *Humulus Lupulus* und *Urtica dioica* bekannt, wo bei ersterer die Nährpflanzen durch den Schmarotzer manchmal sehr geschädigt werden. Interessant ist es, daß *Cuscuta europaea,* welche im Freiburger botanischen Garten sich auch auf *Urtica canadensis* fand, niemals auf *Urtica urens* geht, wie man leicht in den botanischen Gärten beobachten kann, wo diese einjährige Nesselart in der Nähe des von *Cuscuta europaea* befallenen *Humulus Lupulus* gewöhnlich gezogen wird. Eine vielleicht auch andere interessierende Beobachtung machte ich in

diesem Jahr an *Paritaria officinalis,* welche im Freiburger botanischen Garten dicht neben den von *Cuscuta europaea* stark jedes Jahr befallenen Hopfenpflanzen gezogen wird, und an welcher ich bis dahin niemals bemerkt hatte, daß die *Cuscuta europaea* von dem Hopfen auf sie übergegangen wäre. Wahrscheinlich war dies auch schon früher als jetzt der Fall gewesen, und ich hatte es nur übersehen, weil die Blütenknäuel von *Cuscuta europaea* eine täuschende Ähnlichkeit mit denen von *Parietaria officinalis* besitzen, eine Ähnlichkeit, welche offenbar keiner der beiden Pflanzen von Nutzen sein kann, so daß diejenigen, welche an die Richtigkeit der Selektionstheorie und an die Mimicry glauben, hier einigermaßen Schwierigkeiten in der Erklärung der ganz auffallenden Ähnlichkeiten haben würden.

Unter den *Compositen* fand ich die *Cuscuta europaea* am Ufer der Dreisam auf *Achillea Millefolium, Centaurea Jacea* und *Tanacetum vulgare* üppig gedeihend; ferner auch auf *Artemisia vulgaris.* Namentlich fand ich aber vor Jahren in einem Dorfe (Wußecken) an der pommerschen Küste Büsche von *Artemisia Absinthium,* deren Äste dermaßen von den kugeligen Fruchtständen der *Cuscuta europaea* bedeckt waren, daß die eigenen Fruchtstände und sogar die Blätter bei dieser Überwucherung sehr in den Hintergrund traten.

Von *Campanulaceen* beobachtete ich am Ufer der Dreisam mehrere Exemplare von *Campanula rapunculoides,* welche trotz ihres Milchsaftes stark von der *Cuscuta europaea* befallen waren.

Die *Boraginaceen* sind ja meistens stark mit stechenden Haaren bedeckt, und man sollte meinen, daß dies für die Saugwarzen der *Cuscuta europaea* ein Hindernis wäre, um sich festzusetzen. Dennoch fand ich am Ufer der Dreisam mehrere Blütenstände von dem doch so sehr mit stechenden Haaren bekleideten *Echium vulgare,* welche ganz von der *Cuscuta europaea* überwuchert waren, welch letztere aus dem Inneren des *Echium vulgare* die Stoffe gezogen hatte, um massenhafte Fruchtknäule zu bilden.

Unter den *Rubiaceen* fand ich gleichfalls am Ufer der Dreisam einige Exemplare von *Galium Mollugo,* auf denen *Cuscuta europaea* wuchs. Die Säfte des *Galium Mollugo* schienen aber der *Cuscuta* nicht zu behagen, denn sie hatte es nur zu einem spärlichen Fruchtansatz gebracht; vielleicht war aber auch der bei *Galium Mollugo* im allgemeinen schmächtige Wuchs die Ursache, daß die *Cuscuta europaea* auf dieser Unterlage nicht so gut gedieh, wie auf anderen Pflanzenarten von kräftigerem Bau.

Ein Gleiches, wie bei *Galium Mollugo* war unter den *Umbelliferen* bei mehreren Exemplaren von *Chaerophyllum temulum* der Fall.

Unter den *Silenaceen* zeichnete sich namentlich *Saporaria officinalis* im Befallenwerden von *Cuscuta europaea* aus, welche auf verschiedenen Exemplaren der *Saponaria,* die gleichfalls am Ufer der Dreisam standen, große Mengen von Fruchtknäueln gebildet hatte.

Aus der Familie der *Rosaceen* fand ich dann ebendaselbst einige Büsche von *Rubus caesius* von der *Cuscuta europaea* befallen, und zwar hatte diese auf vielen Stengeln sich so kräftig entwickelt, daß letztere von den Fruchtknäueln der *Cuscuta* ganz eingehüllt waren.

Unter den *Hypericaceen* fand sich allerdings nur eine Pflanze von *Hypericum perforatum* am Dreisamufer, welche von der *Cuscuta europaea* befallen war, was auf die betreffende Pflanze den Einfluß ausgeübt hatte, daß sie im Vergleich mit den benachbarten Exemplaren des *Hypericum* einen viel schwächeren Wuchs zeigte.

Von *Cruciferen* kam mir nur eine zu Gesicht, welche ganz von Fruchtknäueln der *Cuscuta europaea* bedeckt war, es schien mir dieselbe eine *Barbarea vulgaris* zu sein, aber bei ihrem fast ganz abgedürrten Zustande konnte ich dies nicht mehr mit Sicherheit bestimmen.

Endlich fand ich noch in einem Garten, wo allerlei Blumenpflanzen zur Zier in buntem Gemisch vereinigt standen, die *Cuscuta europaea* auf der *Oenotheracee Godetia purpurea* üppig wuchernd, ebenso auch auf der *Ranunculacee Delphinium Ajacis.* Selbst an eine Pflanze von *Papaver somniferum* hatte sich auf dem gleichen Blumenbeete die *Cuscuta europaea* gemacht; einen Fruchtstiel hatte sie zwar nur schwach umschlungen, aber in die Frucht selbst hatte sie einige Saugwarzen getrieben; hierauf hatte sie jedoch von dem Schröpfen abgelassen, indem, allem Anschein nach, ihr der Milchsaft des *Papaver* nicht behagte, auch die Blätter einiger in der Nachbarschaft wachsenden Gräser, namentlich von einer *Agrostis pratensis* hatte die *Cuscuta europaea* in Angriff genommen und sie umschlungen, ohne aber in dieselben festhaftende Saugwurzeln zu treiben.

Auch *Cuscuta lupuliformis* — welche in früheren Samenverzeichnissen des Freiburger botanischen Gartens fälschlich unter dem Namen *Cuscuta Cesatiana* aufgeführt wurde, nachdem sie unter diesem aus einem anderen Garten bezogen worden war — zeigte sich mir als eine Art, welche auf Pflanzen der verschiedensten Familien schmarotzt.

Sie war zuerst an einer *Salix*-Art ausgesät worden und ging von dieser bald auf andere, benachbart stehende *Salix*-Arten über, in deren Ästen sie sich wohl bis über fünf Meter in die Höhe zog; sie wucherte aber dann in verschiedenem Grade auf den am Grunde der Weiden stehenden Pflanzen, so daß ich mich veranlaßt sah, über diese nähere Aufzeichnungen, wie folgt, zu machen:

Während sie auf den verschiedensten Arten von Weiden, wie soeben gesagt wurde, sehr stark wucherte, und sich dort an ihr massenhafte, dicke Früchte bildeten, so behagten ihr die jungen Schößlinge einer anderen *Salicacee*, nämlich von *Populus alba*, nicht, denn sie bildete nur einige schwache Saugwarzen an denselben, welche nur lose deren Oberhaut aufsaßen, und brachte es bei dieser Unterlage zu keiner Bildung von Blüten, geschweige denn von Früchten.

Ebensowenig geschah dies an den Stengeln von *Dactylis glomerata und Phragmites communis,* welche zwar umschlungen wurden, aber die an den Berührungsstellen aus der *Cuscuta lupuliformis* hervortretenden Saugwarzen hielten sich nur schwach an der Oberfläche der Grasstengel fest, vielleicht weniger deswegen, weil der Saft der Gräser dem Schmarotzer nicht behagte, sondern wohl hauptsächlich aus dem Grunde, daß die Härte der kieseligen Oberhaut für die zartwandigen Zellen der Cuscutasaugwarzen, nicht zu durchdringen war.

Unter den *Polygonaceen* wurde nun aber namentlich *Polygonum Hydropiper* stark befallen und seine Schößlinge wurden von der *Cuscuta lupuliformis* zur starken Bildung von Früchten benutzt.

Bei *Urtica dioica* war dies ebenso der Fall, wie ja auch die *Cuscuta europaea* auf dieser Unterlage sehr üppig gedeiht. Ob die benachbart stehenden Büsche von *Lamium maculatum,* welche von der *Cuscuta lupuliformis* stark befallen wurden, von dieser für Brennnesseln gehalten wurden, können die Anhänger der Mimicry näher untersuchen; vielleicht werden sie sagen, daß ebenso, wie auf der einen Seite das *Lamium maculatum* die Ähnlichkeit mit *Urtica dioica* als ein Schutzmittel angenommen habe, auf der anderen Seite die *Cuscuta lupuliformis* das *Lamium maculatum* wegen dessen Ähnlichkeit mit *Urtica dioica* ansaugte. — Nun, die direkte Beobachtung zeigte mir, wie schon gesagt, daß die in dichtem Bestande vorkommenden Pflanzen von *Lamium maculatum* sehr stark von der *Cuscuta lupulifomis* befallen waren, und daß sich an dieser dicke Fruchtstände ausgebildet hatten.

Unter den *Compositen* zeigte sich *Centaurea Jacea* als Nährpflanze für die *Cuscuta lupuliformis,* ebenso wie dies für *Cuscuta europaea* der Fall war.

Von *Umbelliferen* wurden *Aegopodium Padagraria* und *Chaerophyllum aureum* von der *Cuscuta lupuliformis* befallen und auch wirklich zur Fruchtbildung benutzt.

Von *Alsineen* wuchs namentlich *Stellaria nemorum* am Grunde der von der *Cuscuta lupuliformis* befallenen Weidengebüsche, und es sah nun sehr eigentümlich aus, wie die von der *Cuscuta lupuliformis* befallenen Pflanzen jener massenhafte Cuscutafrüchte trugen, welche ihre eigenen an Größe bei weitem übertrafen.

Auch eine *Crucifere,* nämlich *Alliaria officinalis,* zeigte sich als Nährpflanze für *Cuscuta lupuliformis.*

Unter den *Papaveraceen* offenbarte sich auffallenderweise, was man nicht hätte erwarten sollen, *Chelidonium maius* als solche. Es wurden hier nicht nur die Stengel und Blätter von der *Cuscuta lupulifornis* angesaugt, sondern auch die Früchte, und es blieb nicht nur bei diesem Ansaugen, sondern es kam auch zur Bildung von dicken Samenkapseln.

Um zu erproben, ob auch noch andere Pflanzenarten als die genannten, von der *Cuscuta lupuliformis* befallen und zur Ernährung benutzt würden, setzte ich neben den befallenen Pflanzen noch allerlei andere aus verschiedenen Familien im vergangenen Sommer

aus; dieselben wurden aber meist von ihrer Umgebung bald überwuchert, ohne von der *Cuscuta lupuliformis* angesaugt zu werden. Da mir nun die Gelegenheit fehlen wird, das Experiment zu wiederholen, so habe ich es für geeignet gehalten, die Zusammenstellung der von mir an der *Cuscuta lupuliformis* und auch an der *Cuscuta europaea* gemachten Wahrnehmungen nicht lange aufzuschieben, um dadurch anderen vielleicht Veranlassung zu geben, meine Beobachtungen zu vervollständigen.

Gravitation sensitiveness not confined to apex of root.

By

Frederick C. Newcombe,

Ann. Arbor, U. S. A., Univ. of Michigan.

With plate III and 6 figures in the text.

From the time that Charles and Francis Darwin[1]) in 1880 published their experiments on the behavior of decapitated roots toward gravitation down to the year 1895 when Czapek[2]) published his results obtained by the employment of glass caps, the contest waged over the question of the perceptive region of the root, a contest accompanied by numerous polemics and thousands of root-decapitations. With the publication of Czapek's work, however, the botanical world seems to have accepted the matter as ended, and has apparently given adherence to the view that only the apical one or two millimeters of the root-tip acts as the perceptive organ for gravitation. Rarely an author, as in the case of Richter[3]) and Jost[4]), states that the proof is still lacking.

Now it can be shown that neither Czapek's method nor any other method so far employed has or can prove the restriction of the perceptive region to the apical two millimeters of the root. And this demostration can be given without farther experiment, as a matter of logical reasoning.

Part I: Lack of evidence of localization of geotropic sensitiveness.

As is well known, most roots, when two millimeters of the apex are excised, show no farther response to gravitation. This result however has not been accepted as demonstrating restriction

[1]) Power of movement in plants. London.

[2]) Untersuchungen über Geotropismus. (Jahrb. wiss. Botanik. XXVII. 1895. 243.)

[3]) Zur Frage nach der Funktion der Wurzelspitze. Inauguraldiss. Freiburg i. Br. 1902.

[4]) Review of papers by Richter, Darwin and Massart. (Bot. Zeit. 61. 1903. Abt. II. 23.)

of the perceptive organ to the part excised; for it has been thought that the wounding might destroy the sensitiveness of the elongating zone posterior to the wound. By the ingenious employment of glass caps bent at a right angle into which the roots were forced to grow, Czapek was able to cause the apical one and half millimeters of the root to take an angle of 90° with the rest of the root; and thus one region of the root could be placed in its position of equilibrium with regard to gravitation, while the other region was 90° removed from this position.

If the seedling with the glass cap over the apex of the root was set up as shown in Fig. 1, in a short time it had changed to the relations shown in Fig. 2. If the seedling was laid hori-

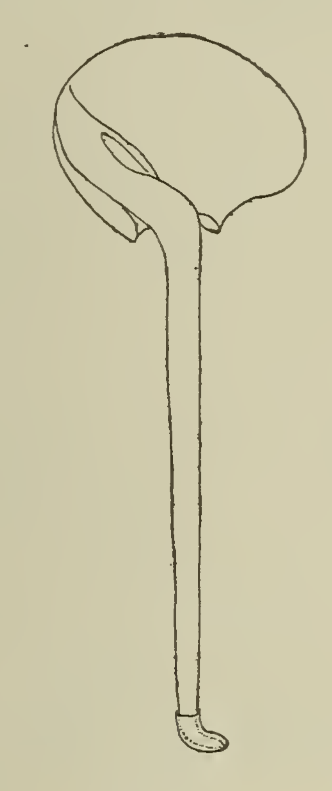


Fig. 1.
Seedling of *Lupinus albus* with glass cap over root-tip. After Czapek.

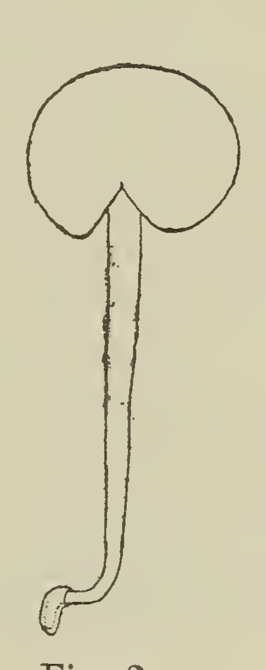


Fig. 2.
Seedling of *Lupinus albus* after the root has taken its position of equilibrium.

zontally as in Fig. 3, it continued to grow without changing the position of tip or elongating zone.

These results were interpreted to mean that only the apical one or two millimeters of the root was sensitive to gravitation. A moment of reflection will show that the results accord with an entirely different hypothesis. Suppose merely that in Fig. 1 the horizontal 2 mm of the root-tip is more sensitive to gravitation than the elongating zone above it; then the root will swing into or toward the position shown in Fig. 2. If the apical 2 mm are much more sensitive than the adjacent older part, the tip may attain the vertical position as shown in Fig. 2, wholly overcoming the effect of the sensitiveness of the elongating zone. Such a distribution of sensitiveness to light has been made out by Rothert[1])

---

[1]) Über die Fortpflanzung des heliotropischen Reizes. (Ber. d. d. bot. Gesellsch. X. 1892. 374.)

for the cotyledons of *Avena* and *Phalaris*, the whole cotyledon being sensitive, but the sensitiveness diminishing from the apex downward.

The hypothesis given will account for the growth of a seedling from the form shown in Fig. 1 to that in Fig. 2, and will account for the continuation of the root in the form shown in Fig. 3 (when the seedling is kept in the horizontal position). When, however, a root is forced into the form shown in Fig. 3, allowed to grow for some hours in that form and position, and then removed to the klinostat, and so revolved as to neutralize the effect of gravitation, we might expect, according to Czapek[1]) the stimulation previously induced in the horizontal part of the elongating zone, if that were sensitive to gravitation, to produce a geotropic curve. Since no such effect is seen, Czapek assumes that the part of the root

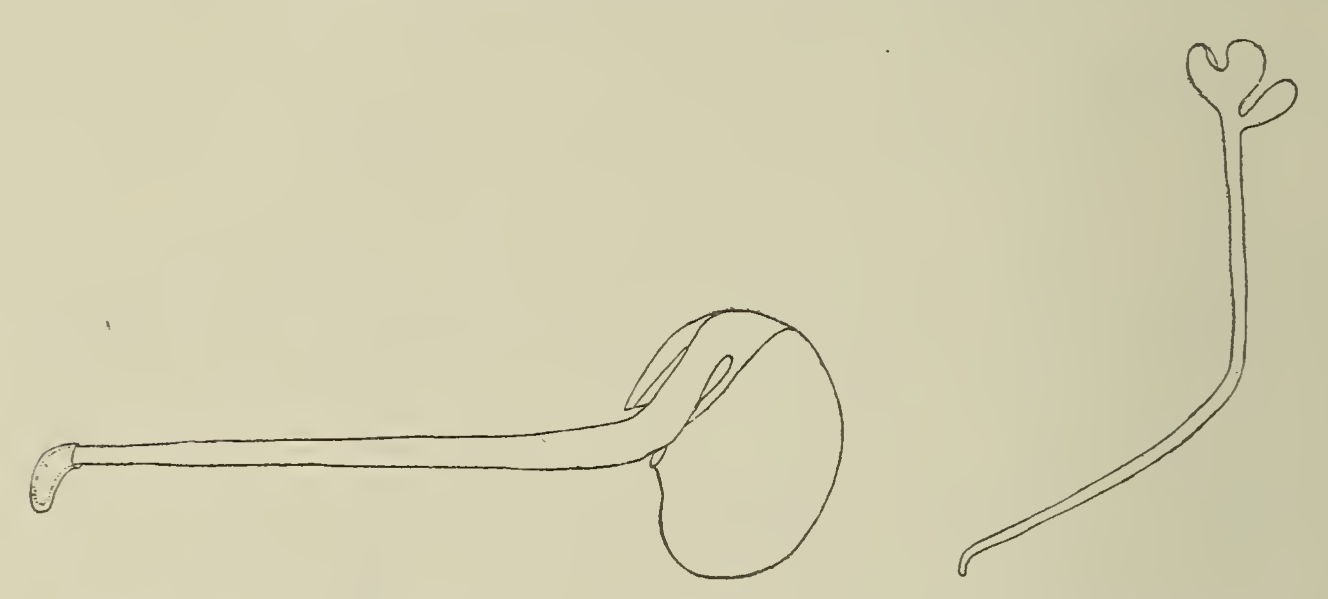


Fig. 3. Seedling of *Lupinus albus* in position of equilibrium.

Fig. 4. Seedling of *Brassica alba* after stimulation in stream of water.

posterior to the apical one to two millimeters must be insensitive to gravitation.

But this conclusion is not the only possible hypothesis. The tendency to bend, produced by gravitation, may be prevented by the autotropism of the root.

Referring to Czapek's experiments with the bent glass caps, it may be said that it is not necessary to use such a means to secure a great angular difference between the direction of the longitudinal axes of the root-apex and of the part just behind it. As Nemec[2]) has seen, so every one who has experimented with root curvatures has seen inverted orthotropic roots bend over into a horizontal or oblique position and subsequently for days continue on in the same direction, tho the tip all the time was bent downward as shown in Fig. 3. I have seen roots of *Brassica alba*, after curving upward into nearly a horizontal po-

[1]) Über den Nachweis der geotropischen Sensibilität der Wurzelspitze. (Jahrb. wiss. Botanik. XXXV. 1900. 313.)

[2]) Über die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen (Jahrb. wiss. Botan. XXXVI. 1901. 78.)

sition when responding rheotropically to a stream of water, continue on in the same direction for days after the flow of water had ceased, producing a form like Fig. 4.

It is not unusual to find individual seedlings of *Vicia faba* and *Lupinus albus* when suspended horizontally in a damp chamber bending 2 or 3 mm of the tip obliquely downward, but straightening again in the elongating zone so that the course of the root continues horizontal or between the horizontal and the vertically downward position, thus producing a form quite similar to Czapek's preparation as shown in Fig. 3. Czapek obtained the straightening of bent roots by revolving the bent roots on the klinostat. But the cases just cited show that the straightening will often occur when the full stimulus of gravitation is applied to a horizontal root at rest. It is evident therefore that the tendency of a root to respond geotropically is opposed by its own autotropism. In the case of *Vicia faba* and *Lupinus albus* the autotropism of a horizontally lying root is sometimes able to prevent a complete response to gravitation.

Instead of ascribing, as Czapek does, the continued horizontal growth of a root, in the form shown in Fig. 3, to the absence of geotropic sensitiveness in the part posterior to the 2 mm of the apex, is it not just as reasonable to ascribe the straightening to autotropism combined with a greater sensitiveness to gravitation in the apex than in the straightening part?

If we assume that the apical 2 mm are much more sensitive to gravitation than the part behind, then the root shown in Fig. 1 must bend into the form of Fig. 2; and the seedling shown in Fig. 3 cannot bend its post-apical part downward, for in so doing it would throw its apex out of the vertical, out of the position of equilibrium.

Thus it is seen that Czapek's experiment with the glass-caps has not and cannot prove the absence of geotropic sensitiveness in the part of the root posterior to the apical one or two millimeters.

The argument against the methods and conclusions of Czapek applies with just as much force to those in his second paper[1]) and to those recently published by F. Darwin[2]), Massart[3]), Andrews[4]) and Cholodnyj[5]).

Thus there is presented here an hypothesis which will account for the results obtained by Czapek, and which implies the possession

---

[1]) Über den Nachweis der geotropischen Sensibilität der Wurzelspitze. (Jahrb. wiss. Botanik. XXXV. 1900. 313.)

[2]) On a method of investigating the gravitational sensitiveness of the root-tip. (Journ. Linn. Soc. XXXV. 1902. 266.)

[3]) Sur l'irritabilité des plantes supérieures. (Mem. couron. par l'Acad. de Belgique. Bruxelles. 1902. — Review in Bot. Zeit. 61. 1903. Abt. II. 23.)

[4]) A natural proof that the root-tip alone is sensitive to the gravitation stimulus. (Proc. Indiana Acad. Sci. 1905. 189.)

[5]) Zur Frage über die Verteilung der geotropischen Sensibilität in der Wurzel. (Schriften des Naturforschervereins in Kiew. 1906. — Review in Bot Zeit. 65. 1907. Abt. II. 189.)

of geotropic sensitiveness by more than 2 mm of the root-tip. That the part of the root posterior to the 2 apical millimeters is sensitive to gravitation will be shown in the second part of this paper.

Part II. Demonstration of gravitation sensitiveness thru more than four millimeters of the root-tip.

In the first part of this paper it has been shown that the peculiar behavior of roots when subjected to the conditions imposed by Czapek, Fr. Darwin, Nemec, Andrews, Cholodnyj and others may be accounted for not only by the hypothesis of the restriction of the sensory region to the apical one or two millimeters, but just as well by the hypothesis of the possession of geotropic sensitiveness by the whole elongating region of the root, with the sensitiveness decreasing from the punctum vegetationis posteriorly. The ensuing pages will be devoted to a record of experiments which will show that the latter of the two hypotheses is the correct one, or, at least, will disprove the assumption of Darwin, that sensitiveness is localized in the tip of the root.

Since, as has already been pointed out, any method which depends for results on the bending of the apical 2 millimeters of the intact root into a different angle than that of the more posterior portion must fail to lead to a single hypothesis, some other method of experimentation must be used. That employed by Piccard[1]) would seem a little too precarious to be satisfactory. The old method of beheading roots and then laying them horizontal, to determine whether by the possible geotropic sensitiveness of the part left the root would curve downward, is generally condemned; for there is reason for supposing that the wounding disturbs or inhibits the normal behavior. This method led Darwin to believe that the sensitive region was confined to the apical one or two millimeters, and led Wiesner to reject that view. Roots so treated either do not bend at all or bend too irregularly to allow safe conclusions to be drawn.

Reflection on these matters brought the thought that, if more than the apical 2 millimeters of the root were sensitive to gravitation, a gravitation stimulus above the normal might overcome the autotropism and the effect of wounding sufficiently to bring the geotropism of decapitated roots to expression. This notion seemed all the more probable from the demonstration of Sachs[2]), Czapek[3]) and others that a more than normal gravitation stimulus brings a greater than normal geotropic response. The centri-

---

[1]) Neue Versuche über die geotropische Sensibilität der Wurzelspitze. (Jahrb. wiss. Botanik. XL. 1904. 94.)

[2]) Wachstum der Haupt- und Nebenwurzeln. (Arbeiten d. bot. Inst. Würzburg. I. 1874. 607.)

[3]) Untersuchungen über Geotropismus. (Jahrb. wiss. Botanik. XXVII. 1895. 301.)

fuge method as introduced by Knight[1]) and employed by the two Authors just cited presented itself as the obvious way to make the test.

It was soon discovered by a search of the literature that Wiesner[2]) hat made precisely this test. He had cut off one or two millimeters of the root-tips of *Zea mais, Pisum sativum, Phaseolus multiflorus,* and *Vicia faba,* had revolved them at a velocity ranging from 20 g to 41 g, the roots being placed at right angles to the radii of revolution, and had obtained outward curves in all his beheaded roots. In some cases curves came in roots from which 3 mm had been removed. Wiesner, as we believe now, held an erroneous conception of the nature of the response; but he should have the credit of carrying out the experiment.

About the time that Wiesner's work appeared Brunchorst[3]) published an account of a few experiments made with decapitated roots of *Phaseolus* on the centrifuge revolving at 25 g. This Author filled the chamber holding his roots with moist sawdust to prevent the plastic bending of the roots, and therewith obtained no curves tho his roots made some growth.

Brunchorst used only one species of seedling in the foregoing experiment, excised apparently one to two millimeters of the root tip, and speaks of the tendency of the sawdust to dry out; yet on this small showing, Krabbe and others at the time discredited Wiesner's results, claiming that the latter's curves on the centrifuge were merely plastic. Czapek, in his extensive study of the geotropic sensitiveness of the root, pays no attention to the centrifuge experiments of Wiesner, tho the latter had offered good evidence that his curves were not plastic. This evidence was furnished by setting uninjured seedlings, like those decapitated, in a damp-chamber filled with carbon dioxide, and then revolving the preparation so as to give to the roots the same gravitation acceleration that had produced curves in the decapitated roots. In such a preparation there was not only no growth, but also no curving. Unless one will claim that we may get a plastic bend in a growing root, tho none in a non-growing living root, the result of Wiesner's is decisive, and it is remarkable that none of Wiesner's opponents has repeated the experiment. Czapek[4]), in his experiments employing the centrifuge to increase the gravitation stimulus, assumes that a speed equal to 40 g will not cause plastic curving in root-tips; but it was with a speed no greater than this and sometimes only half as great, that Wiesner obtained his curves in decapitated roots. Evidently Wiesner's results should have been taken more into account in determining the extent of the geotropically sensitive region in roots.

---

[1]) Philos. Trans. I. 1806. 99.

[2]) Untersuchungen über die Wachstumsbewegungen der Wurzeln. (Sitzb. K. Akad. Wissensch. Abt. I. LXXXIX. 1884. 223.)

[3]) Die Funktion der Spitze bei den Richtungsbewegungen der Wurzeln. (Ber. d. d. bot. Gesellsch. II. 1884. 78.)

[4]) Jahrb. wiss. Botanik. XXVII. 1895. 305.

Experimental.

To test the geotropic sensitiveness of beheaded roots, resort was had to the centrifuge. An electric motor was used to drive several horizontal shafts, each shaft having at one end a heavy brass disk, to which by simple means a glass basin 22 cm in diameter could be secured. These glass-basins were used as damp-chambers, being lined with filter paper, and so covered with a heavy glass plate clamped over a thick rubber disk that after even 24 hours of revolution there was always free water remaining in the chamber. In the damp-chamber there was fitted a wooden cross of 2 bars, the bars occupying the position of diameters at right angles to each other. The wooden cross was easily removable and to it, perpendicularly to the diameters, were fastened the seedlings by means of strips of cloth and rubber bands. Such a preparation is shown in Plate III. The motor was so geared to the shafts turning the damp-chambers that the revolution was 300 times a minute. Such a revolution gives approximately as many times the acceleration of gravitation as the root-tips are distant in centimeters from the center of revolution. Nearly all the experiments were conducted with an acceleration equal to 7 g or 8 g. By the method indicated one could easily secure accelerations all the way from 1 g to 10 g in one preparation.

To insure accuracy in the length of root-tips excised and in cutting perpendicularly to the long axis of the root, a little guillotine was devised with guide posts for the razor and with a micrometer screw moving a little block back and forth, the root to be cut having its tip placed against the block, the position of the block determining the length of tip to be removed. This device did excellent service, cutting the tips with an error of less than one-tenth millimeter, end uniformly perpendicularly to the axis of the root.

The temperature during the experiments varied between 20° and 24° C. The seedlings were kept in the normally vertical position both before and after beheading, and never more than 10 minutes elapsed between the beheading and the beginning of revolution.

The seedlings employed were those of *Zea mais, Lupinus albus, Pisum sativum. Phaseolus muliflorus, Vicia faba, Ricinus communis,* and *Cucurbita pepo.* Several of these species showed the behavior recorded by Wiesner, but 3 of them showed behavior not before recorded, and some of them have been tested more thoroly than any before for the limitations of sensitiveness, and for other relations.

Zea mais. Twenty-nine seedlings had each 2 millimeters of the tip removed, and were revolved on the centrifuge at 8 g for 8 hours. Twenty roots curved outwards at angles varying from 10° to 25°, one root curved inward, and one curved in a direction at right angles to the plane of revolution. The other seven made no bend.

Thirteen seedlings had 2.5 mm excised, were revolved at 8 g for 8 hours, and then showed 4 roots with outward curves of 10° to 15°. The other 9 roots remained straight. In both this and the preceding experiment all roots elongated after beheading.

These 2 experiments indicate very clearly that with 2.5 mm of the root-tip removed, the root has in most cases lost the ability to respond to the centrifugal force, while that ability is retained generally when only 2 mm are excised. This lessening of the response, must depend, if the curves are geotropic, on the relation between the autotropism of the root and its geotropism, the latter being reduced either by an increasing inhibition from more proximal wounding, or by a greater loss of sensory tissue, or by the operation of both factors.

Pisum sativum. Fifteen seedlings had each 2 mm of the tip removed, and were revolved on the centrifuge at 7 g to 8 g for 14 hours. Ten roots curved outwards forming angles of 10° to 30°, one root bent inward, two bent obliquely and two grew straight.

Forty-two seedlings with 2.5 mm of the root excised, revolved at 8 g for 8 hours, showed 13 roots bent outward at angles from 10° to 30°, and 3 roots bent irregularly, the remaining 26 roots being straight.

Five seedlings had 3 mm cut from the tip of the root, were revolved at 8 g for 19 hours, and then showed 4 weak outward curves of 10° to 15°, and one weak inward curve.

The teaching here is the same as for *Zea mais.* When only 2 mm were excised the responses in the same period were proportionately more than twice as numerous as when 2.5 mm were excised.

The result when 3 mm were excised cannot be compared directly with the others, for the period of revolution was more than twice as great. The angles attained here were, however, considerably weaker than in the other experiments. However, the result shows that with even 3 mm of the tip removed, the roots still have the power to respond to centrifugal force.

Lupinus albus. In a total of 37 seedlings, from whose roots 2 mm had been cut, revolving at 8 g for 6 hours, 13 bent outward (unfortunately my notes fail to give the angles), 4 bent irregularly, and 20 grew straight.

In a total of 34 seedlings from whose roots 2.5 mm had been cut, revolving at 8 g for 7 hours, 10 bent outward at angles from 10° to 60°, 2 bent irregularly, and 22 grew straight.

The results here given do not certainly show that a greater inability to respond to centrifugal force is manifest the greater the amount of the root excised. Farther experiments are needed.

Phaseolus multiflorus. Only 8 seedlings were used to test the effect of removing 2 mm of the root-tip, and these gave only

2 outward curves of 15° during a period of 6 hours. Two and a half millimeters were cut from the tips of 45 roots and these seedlings as the others were revolved for seven and one-half hours at 7 g to 8 g. Among them, 13 roots curved outward at angles varying from 15° to 45°, 3 roots bent inward, and the remaining 29 roots grew straight.

These results may be accepted as demonstrating the ability of the beheaded roots of this species to respond to the centrifugal force, but the number of seedlings employed when 2 mm of the root were excised was too few to allow comparisons to be made with those from which 2.5 mm were removed. The large number of seedlings used when 2.5 mm were removed and the resulting large number of neutral roots makes certain the conclusion that, tho some individuals so treated are capable of responding, the large majority have lost that ability.

Ricinus communis. Fifty-two seedlings with tips amputated were revolved on the centrifuge at 8 g, temperature 20° to 22° C, and period 6 to 8 hours. None of them showed curves that could be called geotropic. All of the roots grew straight except 10 which curved but slightly in various directions. Twenty of these roots had 3 mm excised, 13 had 2.5 mm excised, 13 had 2 mm excised, and 6 had 1.5 mm excised. None of those in the last two groups showed any curvature.

This species is distinguished as the only one of the seven used in this work which does not respond to centrifugal action when 1.5 to 2 mm of the root are removed.

Vicia faba. The response of the roots of this seedling on the centrifuge was determined by Wiesner as possible but infrequent when 3 mm were amputated. In my experiments a beginning was made by amputating 2.5 mm, and subjecting the seedlings to a speed of 8 g in temperature varying from 20° to 23° C. Fourteen seedlings were revolved during 7 hours, and 8 curved outward at angles ranging from 15° to 66°, one curved toward the center and five grew straight.

When under the same conditions 41 seedlings were used from which 3 mm of the root had been removed, 34 made outward curves at angles ranging from 15° to 50°, averaging over 30°; only one root curved inward, while the other 6 grew straight.

Forty roots had 3.5 mm of the tip removed, were revolved at 8 g, in a temperature generally of 21° (for one set of 4 roots it was only 14° C, but the period here was lengthened to 10 hours), for a period of 6 to 8 hours. Twenty-six roots bent outward, one inward, 3 obliquely to the plane of revolution, and 10 grew straight. The angles formed by these roots averaged slightly less than those formed by the roots which had but 3 mm amputated. See Plate III for one set of these seedlings.

Thirty-five roots had each 4 mm removed from the tip, were revolved at 8 g, temperature was 20° to 23°, and the period 6 so 7 hours. Sixteen roots bent outward, and 19 grew straight,

The most of the responding roots bent at an angle of about 20°, tho a few were as low as 10°, and one was 40_0 and one 80°.

Cucurbita pepo. Seedlings of this species show even more remarkable behavior on the centrifuge than those of *Vicia faba.* When 24 seedlings had 2.5 mm removed fromthe root-tip, and were revolved at 8 g, temperature 24°, period 7 hours, every root was found bent outward; the angles ranged from 10° to 75°, 13 of the roots showing angles of 45° or over, and only 3 having angles less than 30°.

An experiment made with 12 seedlings from whose roots 3 mm were removed, and the seedlings then revolved at 4 g, temperature 24°, period 5.5 hours, showed 10 roots curved outward at angles varying from 15° to 40°, and the other 2 roots straight.

Under the same conditions as the foregoing, except that the speed was equal to 8 g and the period was 6 hours, 26 roots from which 3.5 mm had been amputated, showed 23 outward curves at angles ranging from 10° to 45° — only 3 angles were less than 30° — while the other 3 roots were straight. Plate III shows one set of these seedlings.

Twelve seedlings with 4 mm of the root-tip removed, revolved at 8 g, temperature 24°, period 6 hours, gave 9 roots curved outward at angles from 15° to 40° — 5 being over 20° — and the other three roots straight.

The foregoing experiments show that the roots of all 7 species of plants used, except those of *Ricinus communis*, make bends on the centrifuge when not more than 2 mm of the root-tip are removed. Three of the seven — *Zea mais, Pisum sativum and Lupinus albus* — show a good proportion of curves when 2.5 mm of the root-tip are removed; and *Vicia faba* and *Cucurbita pepo* will curve on the centrifuge when 4 mm have been amputated.

The first question to determine is whether these curves are plastic. All writers who have followed Darwin's lead have concluded that the sensory tissue is confined to the apical one to two millimeters. Since now all of the 7 species used in this work, except one, show curves when 2 mm of the tip are excised, one must believe that the curves produced in these experiments are plastic, or he must admit the extension of the sensory tissue thru the most of the elongating zone.

Since all the devices hitherto used to demostrate the restriction of geotropic sensitiveness to the apical one or two millimeters of the root have, in the first part of this paper, been shown to fail of their purpose, the question of plasticity of the root on the centrifuge may be examined without bias.

There are four results which have been obtained with roots on the centrifuge which tell against the notion of plasticity.

1) As seen in my own experiments, the secondary roots of *Zea mais* on the centrifuge, at a speed of 8 g, assume their specific angle, not growing in the direction of the radii, where plasticity would carry them.
2) In nearly every one of the experiments recorded in this paper, some roots have continued to grow straight, while others have curved outward. Why should not all curve, if the curves are merely plastic?
3) The roots of *Ricinus communis*, as recorded above, fail to bend on the centrifuge even when as little as 1.5 mm are amputated. Yet the roots of *Ricinus* are most likely as plastic as those of *Cucurbita* or *Vicia faba*, which curve after 4 mm have been removed.
4) Unless Wiesner's results can be proved erroneous, he has shown the untenableness of the notion of plastic curves even at a speed of 41 g, by finding uninjured roots remaining unbent when revolved in a chamber of carbon dioxide.

The only evidence in favor of plastic curving is that offered by Brunchorst, when he states that by filling his revolving chamber with damp sawdust, no curves came on the centrifuge. He himself states that the sawdust was wont to become too dry, and my own experience proves that not only does the sawdust become dry in rapid revolution, but it packs hard against the peripheral walls of the revolving dish, and the water passes mostly to the periphery,

But after all this has been said, the reader will still feel uncertain of the indirect evidence offered and will look for direct evidence. This is given by the following experiments.

The floor of one of the damp chambers hitherto used was covered with thick sheet cork. Nine seedlings of *Vicia faba* had 3 mm excised from their tips and were then fastened in the damp chamber in the usual way. On the radially outward side of each root, in contact with the terminal 5 to 8 mm of the root, there was secured by pinning to the cork floor a strip of cork 15 mm long. This strip of cork would support the root, and prevent plastic bending when the centrifuge was revolved.

The revolution employed was at a speed nqual to 8 g for each root, the temperature was 24.5°, and the period 7.5 hours. At the end of the experiment, 7 of the 9 roots were found bent outward at angles ranging from 15° to 70°. The other 2 roots were straight, The 7 roots had curved by lifting their posterior part from the cork bar as the tip pressed against the cork, as illustrated in Fig. 5.

At the time of the examination just recorded, the cork bars were removed from the sides of the roots, and the preparation was continued in revolution at the rate of one revolution in 3 minutes.

Observation was next made at the end of 2.5 hours. The two roots which previously were found straight had now bent outward 15° and 20° respectively, while one root formerly curved had wholly straightened.

During all these tests, the damp chamber always contained several centimeters of free water in addition to that held in the filter-paper lining the chamber; as stated before, my damp-chambers were closed against the loss of water.

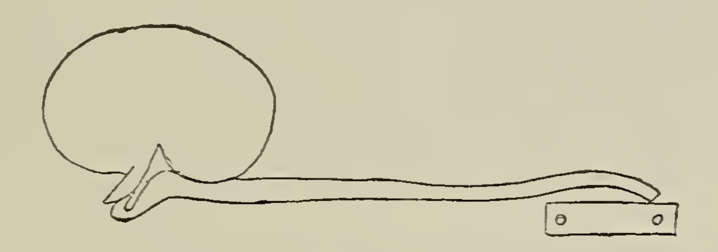


Fig. 5.
Seedling of *Vicia faba*. Method of bending when opposed by bar of cork.

The foregoing result would seem to demonstrate the geotropic sensitiveness of the part of the root behind the apical 3 mm. There can be no doubt that the curves are not plastic. Some, however, may hesitate to pronounce against the possible participation of hydrotropism and thigmotropism in producing the curves when the cork bars were employed. Such doubters are referred to my papers on The Rheotropism of Roots [1]) and Thigmotropism of Terrestrial Roots [2]), in which it is shown that, even in un-

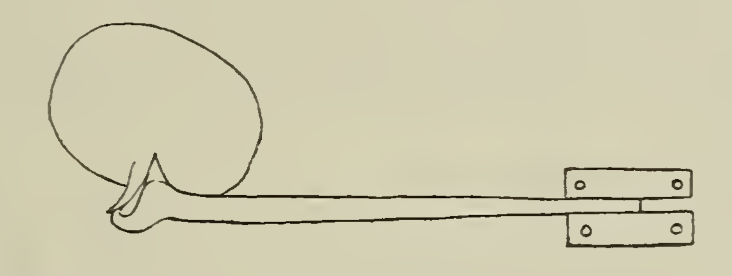


Fig. 6.
Seedling of *Vicia faba*. Tip kept from bending by 2 bars of cork.

injured roots of *Vicia faba* and *Cucurbita pepo*, such curves as are recorded in this paper are never produced by cork in contact with one side either of the tip or the part behind the tip of the root.

To make the matter doubly sure, two other experiments were set up quite similar to the last, except that strips of cork were brought into contact with both sides of the tip of the root, as shown in Fig. 6: Six seedlings of *Vicia faba* had each 3 mm of the tip removed, and the seedlings were then prepared in the damp-chamber with their tips between cork bars as indicated, revolved for 7 hours at 8 g in temperature 24.5° and then observed. Only

[1]) Bot. Gazette. XXXIII. 1902. 177.
[2]) Beih. z. Bot. Centralbl. XVII. 1904. 61.

5 of the roots had grown, and all were straight except one which had been able to make an outward curve while still between the cork bars.

The confining cork bars were now removed, and the preparation revolved for 2.5 hours longer at the rate of one revolution in 1.5 minutes. Observation then showed that all 5 of the roots which had grown had curved outward at angles of 10°, 15°, 30°, 45°, and 90° respectively.

Thirteen seedlings of *Cucurbita pepo* were treated precisely as the seedlings in the preceding experiment, having 3 mm of the apex removed, and cork bars fastened on both sides in contact with the terminal 5 to 7 mm of the roots. The speed was equal to 8 g, temperature 24.5°, and the period 7 hours. At the end of this period all 13 roots showed growth, and were still confined between the cork bars, and were straight. On removal of the cork bars, 11 of the 13 roots immediately curved outward at angles ranging from 15° to 70°, while the other 2 remained straight. The revolution was immediately resumed at the rate of once in 2 minutes, and after the lapse of 3.25 hours, the 2 roots formerly straight were curved at angles of 10° and 20° outward, while one of the roots formerly curved outward had entirely straightened. Thus all 13 roots had shown geotropic curves.

The method of experimentation here presented is so simple that any one may follow it out. The only difficult step is the proper amputation of the root-tips. If the experimenter will use seedlings of either *Vicia faba* or *Cucurbita pepo*, he cannot fail to obtain curves which will convince him that these plants possess gravitation sensitiveness in the part 4 millimeters distant from the apex, and even farther.

The geotropic sensitiveness of the root, having been, in my opinion, demonstrated to extend through 5 millimeters of some roots, we may now inquire as to several geotropic curvature-phenomena which present themseves in various kinds of experimentation.

Bearing in mind the results obtained with the centrifuge, how shall we offer an hypothesis in accord both with them and with the form of root-growth illustrated in Fig. 4. The latter form is often seen with *Cucurbita pepo, Phaseolus multiflorus, Lupinus albus* and *Vicia faba* when one places seedlings of these species horizontally in a damp-chamber. The apex of the root, as far as the zone of maximum growth, declines 45° more or less, but the main direction of growth is, in a considerable percentage of cases, horizontal or in a straight line dipping below the horizontal. This form must be attained by the tissue of the declining tip changing its direction as it passes behind the zone of maximum growth.

There are two hypotheses which are in accord with the phenomena mentioned in the last paragreph: (1) The gravitation sensitiveness is strongest at the apex of the root and

diminishes rapidly posteriorly, where its effect is overcome by autotropism; or (2) the gravitation-sensitiveness is more equal thruout the elongating zone, but autotropism is stronger in the posterior part of the elongating zone than in the anterior part.

The behavior of *Ricinus communis*, both when the seedlings are laid horizontally at rest, and when those with beheaded roots are revolved on the centrifuge, is different from that of other species. The roots of *Ricinus* laid horizontally have never, in my experiments, shown a straightening behind the declining tip, but all have made a sharp geotropic curve downward, and continued in that direction; and on the centrifuge, with as little as 1.5 mm of the tip amputated, they have shown no curves when revolved at 8 g.

This behaviour may be accounted for by any of three hypotheses: 1) The geotropic sensitiveness of the root may be confined to the apical one and one-half millimeters, and autotropism may be weak; 2) geotropic sensitiveness may extend thru the elongating zone, but be much stronger in the apical one and one-half millimeters, and autotropism be weak; 3) geotropic sensitiveness may be more evenly distributed thru the elongating zone, and the roots may be highly sensitive to wounding, by which beheaded roots on the centrifuge are made non-responsive.

Nothing comes out more clearly in these experiments than the fact that roots, growing under the normal stimulus of gravitation, as well as beheaded roots on the centrifuge, behave very differently; and this difference manifests itself, not only between the different species, but also between the individuals of the same species. To substantiate this statement, I need recall merely the frequent failure of roots of *Lupinus albus, Phaseolus multiflorus,* and *Cucurbita pepo* to bend more than 45° downward after lying horizontally in a damp-chamber for 24 hours, and the difference in the curving on the centrifuge between such species as *Phaseolus multiflorus* and *Cucurbita pepo.*

What these differences in behavior depend upon is difficult to say. Wiesner related the reponse on the centrifuge to the length of the elongating zone, saying the longer the elongating zone, the greater the length of tip possible of removal without destroying the geotropic sensitiveness. My experiments do not confirm this view. *Phaseolus multiflorus* and *Cucurbita pepo*, for instance, have the same length of elongating zone, usually 7 mm, but occasionally 9 mm. Yet when 2.5 mm were amputated from the root-tips and both species were revolved on the centrifuge at 8 g, *Phaseolus* formed curves in only one-fourth of its roots, while *Cucurbita* formed curves in every one of its roots. A similar comparison of *Ricinus communis* and *Pisum sativum* shows elongating zones of about the same length, that of *Ricinus* sometimes appearing one millimeter longer. But the roots of *Pisum* on the centrifuge after remo-

val of 2 mm from the apex, gave curves in two thirds of their number, while under the same circumstances, the roots of *Ricinus* gave no curves.

Summary.

1) All the attempts thus far made to demonstrate the limitation of gravitation-sensitiveness to the apical two millimeters of the root have failed, for the phenomena accord equally well with the hypothesis of the extension of sensitiveness thru the elongating zone, but diminishing from the apex backward; or the phenomena accord with the hypothesis of a more equable sensitiveness thru the elongating zone, and a stronger autotropism in the posterior than in the anterior part.

2) Experiments on the centrifuge with beheaded roots show that gravitation sensitiveness is present, in most of the species employed, more than 2.5 mm posterior to the tip, and in some species more than 4 mm distant from the tip.

3) The kind of geotropic curve which an orthotropic root will make when displaced from its position of equilibrium depends upon the relation of its geotropism to its autotropism. In frequent cases, the autotropism of the root prevents the horizontally placed seedling from sending its roots vertically downward.

4) The length of the elongating zone cannot be seen to have any relation to the extent of the geotropically sensitive zone.

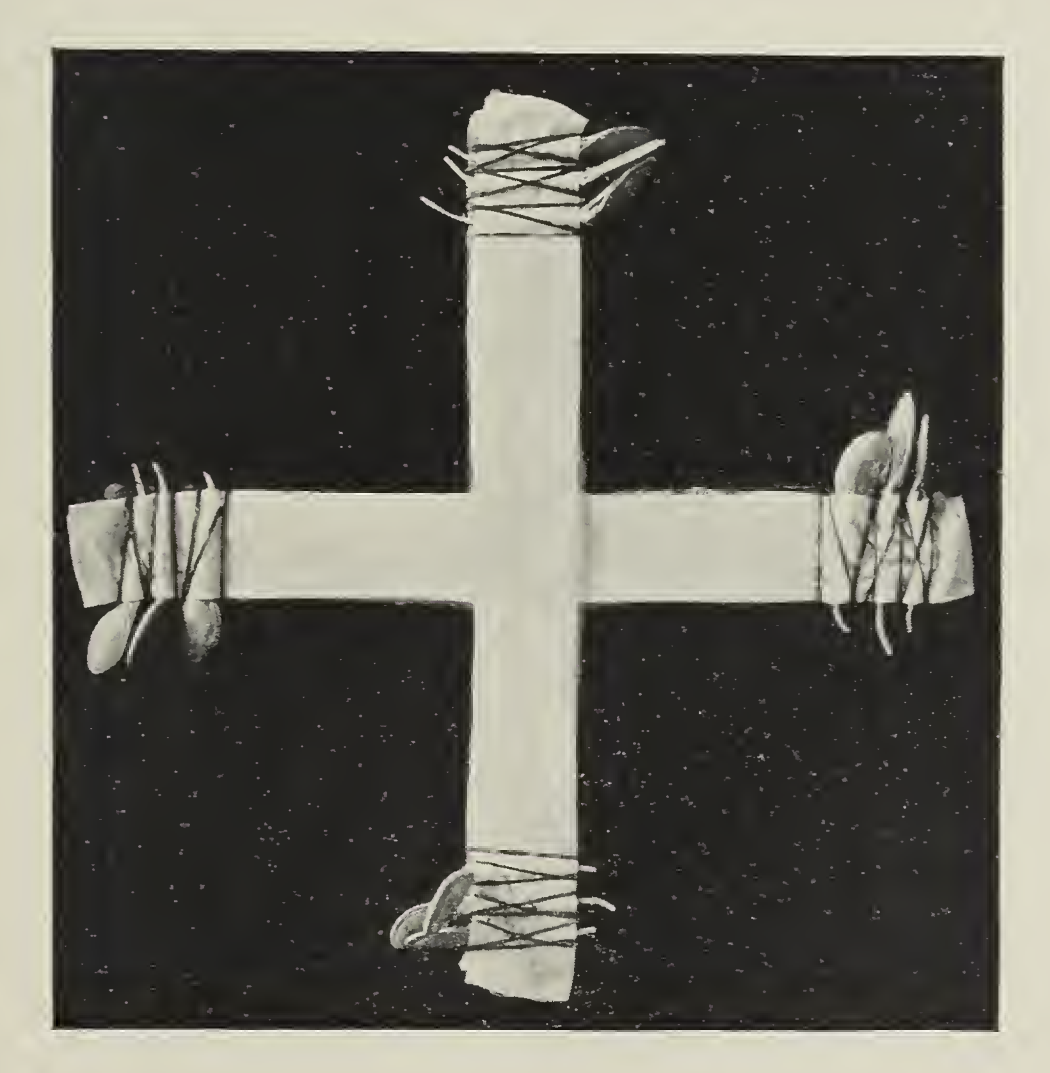
University of Michigan, Ann Arbor, (U. S. A.).
Nov. 30, 1907.

Explanation of plate.

The lower figure is made from a photograph of a preparation of *Cucurbita pepo*, 3.5 mm of the root-tips having been removed, and the preparation subsequently revolved on the centrifuge at 8 g for 6 hours. All the roots that have grown show outward curves.

The upper figure is a similar preparation of *Vicia faba*. The roots had 3.5 mm removed, and the preparation was subsequently revolved on the centrifuge at 8 g for 6 hours. Here there are 6 pronounced outward curves, one inward, one obliquely outward, and 4 roots nearly straight.






BRITISH MUSEUM
B
D
NATURAL HISTORY

Der Thermotropismus der Leinpflanze.

Von

Josef Pohl,

Oberlehrer d. R. in Iglau.

Mit 6 Abbildungen im Text.

I. Vorbemerkungen.

Die im Nachstehenden zu schildernden Beobachtungen und Versuche sind an jener Varietät des Saatleins (*Linum usitatissimum* L.) angestellt worden, welche blaublütiger Schließlein genannt und zum Zwecke der Fasergewinnung bei uns allgemein im großen angebaut wird.

Das Wachstum dieser Pflanze ist in den ersten 30—34 Tagen ein zögerndes. Sie sendet während dieser Zeit eine fadenförmige Wurzel in die Tiefe. Ihr Stengel erreicht bis dahin nur eine Höhe von 17—24 cm. Während eben derselben Zeit leisten die ergrünten Cotylen der ganzen Pflanze ernährungsphysiologische Dienste.

Hat die Hauptwurzel die angestrebte (oft sehr erhebliche) Länge erreicht, so stellen die Samenblätter ihre Tätigkeit ein. Dies gibt sich äußerlich in der Verfärbung derselben zu erkennen. Aus ihrem dunklen Grün wird ein unscheinliches Gelb. Sie schrumpfen zusammen und fallen nach einiger Zeit ab.

Um dieselbe Zeit beginnt der Stengel sich ausgiebig in die Länge zu strecken. Sein Gipfel neigt sich horizontal seitwärts (Figur 1), anfangs mit einem nur 4—5 cm langen Stücke, später auf eine Länge von 10—12 cm.

Diese horizontale Überneigung ist indessen an der Pflanze nicht unter allen Umständen zu beobachten. An Tagen mit hellem Sonnenschein z. B. wird sie von einer anderen, an den auf solche folgenden Abenden von einer dritten Form der Überneigung abgelöst. Beide werden geschildert werden. Durchschneidet man einen Leinstengel, dessen Gipfel sich übergeneigt hat, nahe an der Erde und hält ihn dann mit der Schnittfläche nach oben, so sinkt das übergeneigte Stück unter seinem eigenen Gewichte eine Strecke weit herab. Allein gänzlich wird die Krümmung nicht ausgeglichen. Sie ist also nicht ausschließlich das Ergebnis der Belastung des Sprosses durch die Gipfelknospe.

Eine solche (rein mechanische) Erklärung könnte immerhin aus dem Grunde versucht werden, weil die genannte Gipfelknospe zur Zeit der Überneigung sichtlich erstarkt. Die Pflanze bereitet sich auf die Anthese vor, ihre Gipfelknospe auf die Ausbildung zum Blütenstand.

Unverändert bleibt während des in Rede stehenden Zeitabschnittes erstlich der dichte Anschluß der (jetzt noch kurzen und schmalen) Blätter der Gipfelknospe an den Inhalt der letzteren. Man wird aus diesem Verhalten auf eine Schutzleistung derselben schließen dürfen.

Ungeändert bleibt auch der abendliche (nyktitropische) Schluß der oberen Stengelblätter. Diese „Schlafbewegung", die schon an

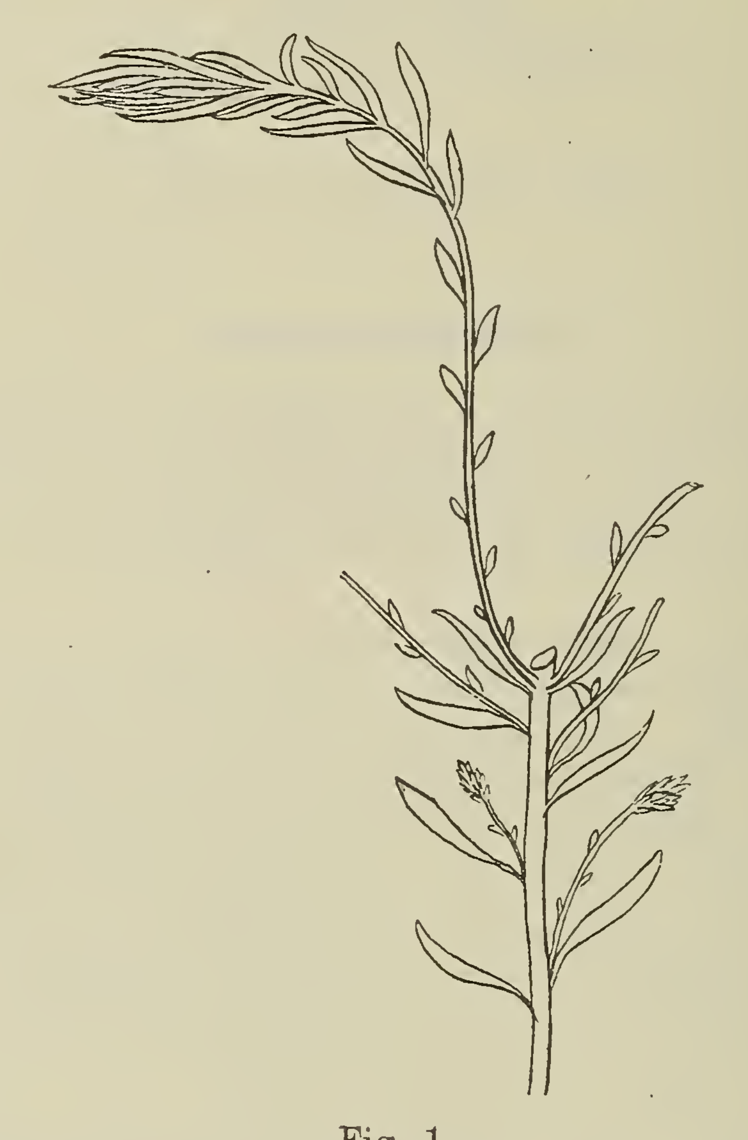


Fig. 1.
Leinpflanze mit horizontal übergeneigtem Gipfel (eines Ersatztriebes).

den ersten Abenden nach dem Aufgange der Pflanzen an den Keimblättern zu bemerken war, tritt bis zu einer später zu bezeichnenden Zeitgrenze allabendlich um die Zeit der Dämmerung ein. Die Stengelzone, welche die sich in die Schlafstellung begebenden Blätter trägt, rückt mit dem Wachstum des Stengels allmählich an diesem hinauf.

Die Überneigung des Gipfels der Leinpflanze ist von den Landwirten schon längst bemerkt worden. Sie nennen das übergeneigte Stück „den Kragen". Sie erblicken in dem Auftreten desselben ein Zeichen des Wertes der Pflanze. Lein mit „Kragerln" gibt nach ihrer Aussage gutes Produkt. Bei kümmerlich wach-

senden Pflanzen bleibt der „Kragen“ aus. Doch gelangen auch solche zur Blüte.

II. Beobachtungen, im Garten angestellt.

Eine vierte Veränderung, welche mit unseren Pflanzen vor sich ging, konnte infolge der besonderen Umstände, unter welchen ihr Wachstum erfolgte, vom Beginne der Überneigung ihrer Gipfel an beobachtet werden. Auf dem freien Felde wäre diese Veränderung wohl niemals festgestellt worden. Von jenen besonderen Umständen besteht der erste in der eingeschlossenen Lage des Gartens, in welchem sie erzogen wurden, der zweite im Anbau der Leinpflanzen an den Längsrändern von Beeten, welche zwischen diesen beiden Reihen nur niedrig bleibende Pflanzen trugen und nahe bei einer während des Nachmittags stundenlang besonnten Mauer lagen.

Zum Zwecke des besseren Verständnisses der einschlägigen Verhältnisse wird eine Planskizze dieses Gartens beigefügt (Fig. II). Aufgenommen sind in die Zeichnung nur diejenigen Details, welche für den Zweck der vorliegenden Abhandlung in Betracht kommen. Die Distanzen, die Richtungen und die ungefähren Mauerhöhen sind für die Beurteilung der Reizempfindlichkeit der Leinpflanze von Wichtigkeit.

MN ist die (weißgetünchte) Wand des von dieser Seite gesehenen zweistöckigen Schulhauses. Auch *NO* ist eine hohe Mauer. Weit niedriger sind die Mauern *OP*, *PQ* und die insbesondere in Betracht kommende etwa zwei Meter hohe Schuppenmauer *RS*. Alle fünf bestehen aus Ziegeln. Die Vierecke *a b c d*, *l m n o* und die denselben benachbarten bezeichnen Gemüsebeete. An den Rändern *a b c d* usw. wurde zu verschiedenen Zeiten Lein angebaut. Dasselbe geschah zu anderer Zeit auf der Zeile *i k*.

Die Zeichnung zeigt die eingeschlossene Lage des Gartens. Nur nach Südosten, wo der Abschluß desselben auf der Skizze ausgelassen ist, begrenzt denselben keine Mauer, sondern (vor dem Zaune) eine Baumreihe, deren Schatten aber niemals bis zu den bezeichneten Beeten reicht.

Während der Vegetationszeit des Leins sind die Wände *R S* (des Schuppens) und *M N* (des Schulhauses) bis in die Nachmittagsstunden den Strahlen der Sonne zugänglich. Von drei Uhr nachmittags an fallen die letzteren gar nicht mehr auf die Schulhauswand *M N*, dagegen ungefähr senkrecht auf die Schuppenwand *R S*. Etwa $2^1/_2$ bis $3^1/_2$ Stunden später sinkt die Sonne hinter eine Anhöhe. Die Wand *W X* (einem ebenerdigen Gebäude angehörig) ist für unsere Erörterungen belanglos. Sie liegt ungefähr von $9^1/_2$ Uhr vormittags an im Schatten.

Die erwähnte vierte Veränderung, welche mit unseren Pflanzen vor sich ging, besteht nun in Folgendem: An Abenden nach sonnenhellen Tagen bemerkte der Verfasser, daß die an den beiden Längsrändern des Beetes *a b c d* wachsenden Leinpflanzen sich zur Zeit der Dämmerung und der beginnenden Abkühlung sämtlich, die einen früher, die anderen etwas später, mit ihren Gipfeln

näherungsweise in die Nordrichtung einstellten (in der Planskizze nur für den Beetrand *c d* durch Pfeile ersichtlich gemacht).

Der Verfasser glaubte dieses Verhalten der Leinpflanzen durch die Annahme erklären zu können, daß dieselben auf den

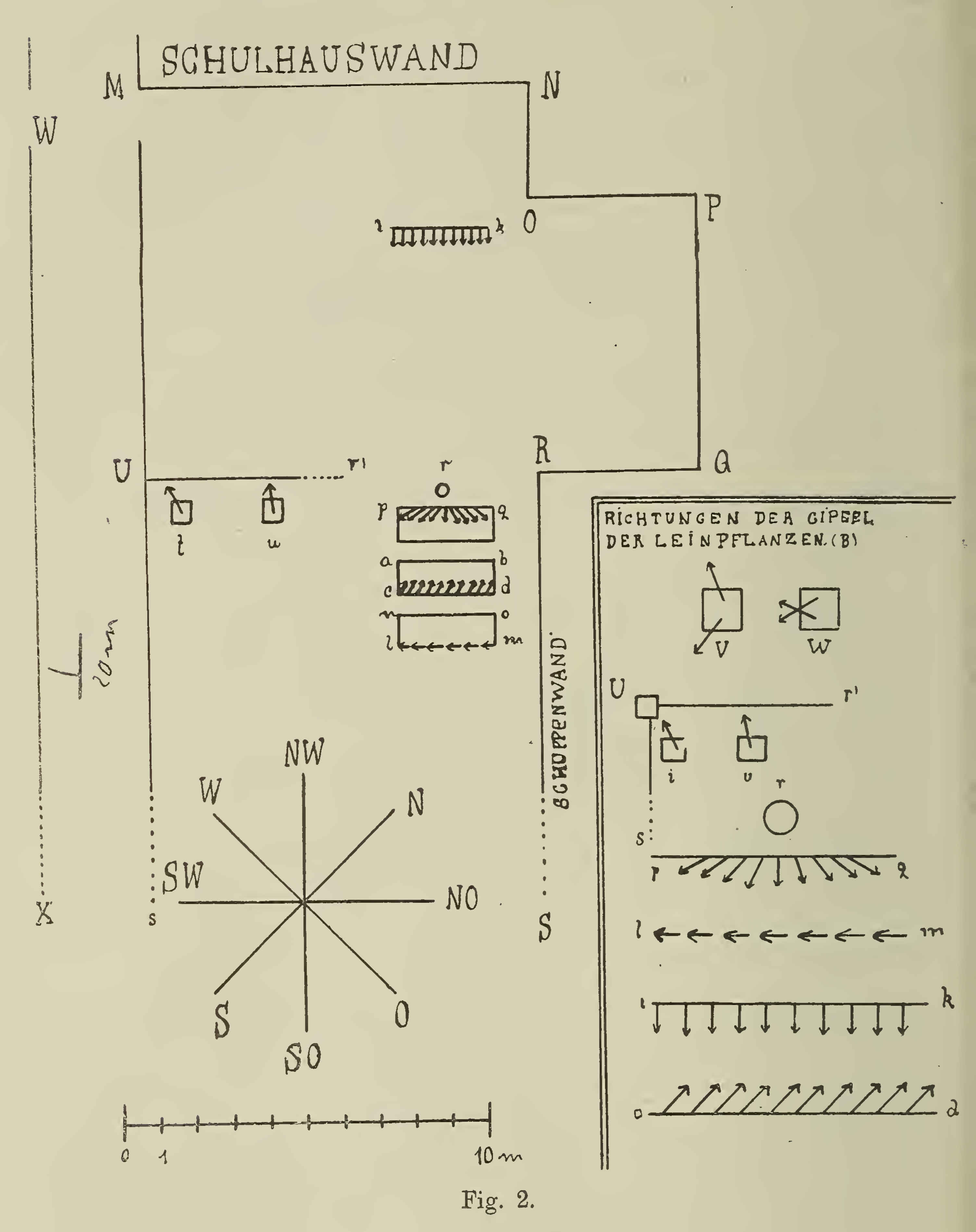


Fig. 2.

Reiz strahlender Wärme mit Bewegungen antworten, daß sie thermotropisch empfindlich sind. Wenn diese Annahme richtig war, dann hatte man sich das Gesehene folgendermaßen zu deuten:

Die Richtung, in welche sich alle diese Pflanzengipfel zu stellen suchten, ungefähr die nordsüdliche, ist diejenige der Diagonale eines Kräfteparallelogrammes, dessen Seitenkräfte in den

Richtungen der Wärmestrahlungen aus den vorher besonnten Wänden liegen. Von der Schulhausmauer *M N* ging die intensivste Strahlung in der Richtung von Nordwest nach Südost vor sich (parallel der Schuppenwand *R S* und dem Zaune *U T*). Die von der Schuppenwand *(R S)* ausgehende Strahlung wirkte am intensivsten in der Richtung von Nordost nach Südwest, parallel der Wand *MN* und den Beeträndern *a b* und *c d.* Nun hat man es in den (angenommenen) Wirkungen dieser Strahlung allerdings mit Auslösungen durch Reize und nicht mit rein mechanischen Erfolgen zu tun. Wohl aber darf man sich die beiden intensivsten Strahlungen in einer Resultierenden zusammenwirkend denken. Das Er-

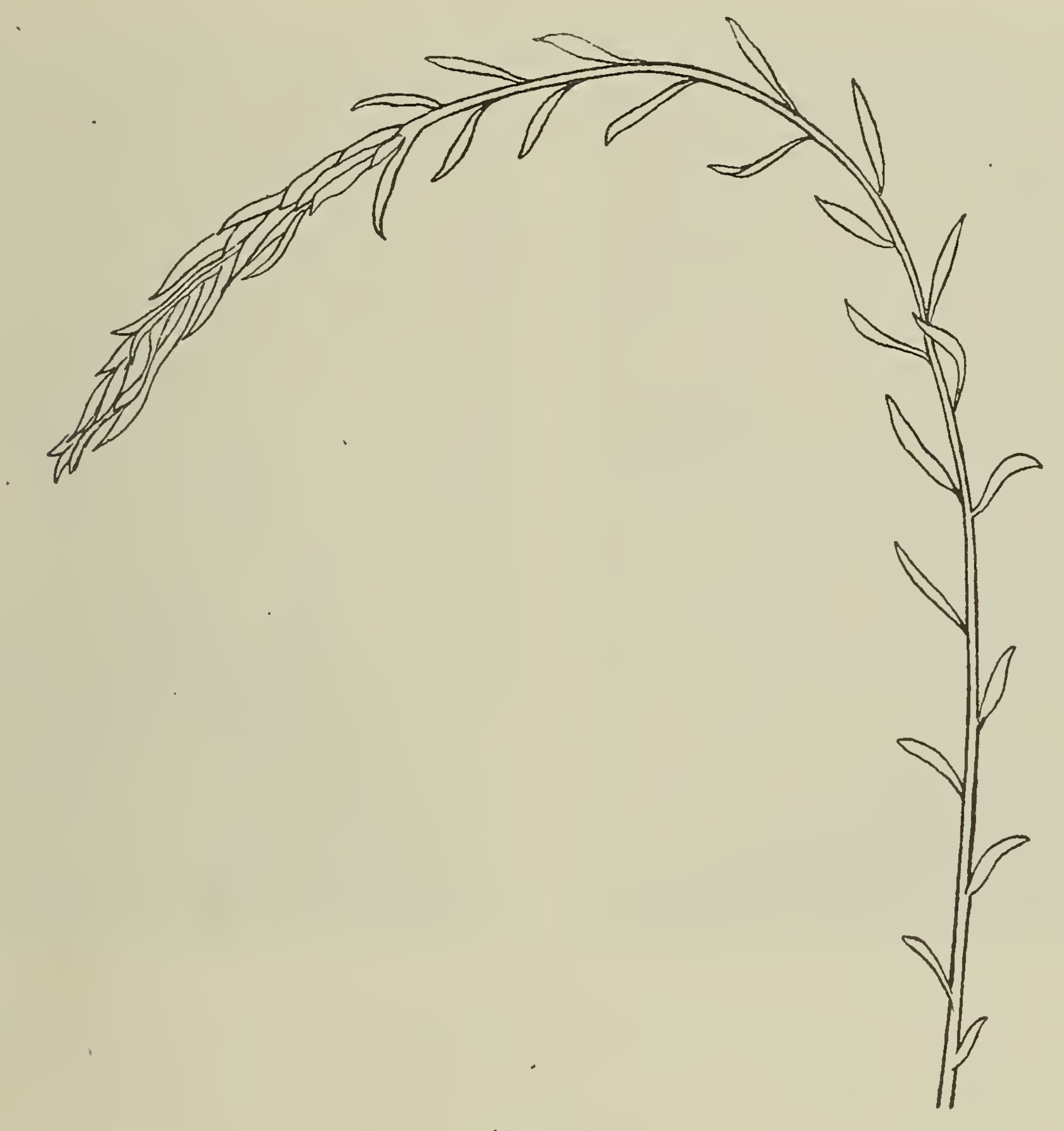


Fig. 3.
Leinpflanze mit thermotropisch gesenktem Gipfel. Diesem zunächst Blätter in „Schlafstellung“.

gebnis der ganzen Untersuchung hat die Richtigkeit dieser Auffassung bewiesen. Jene Resultierende wirkt etwa von Norden nach Süden und löst in den Pflanzen das Bestreben aus, ihre Gipfel in die Richtung einzustellen, aus welcher die Gesamtstrahlung erfolgt, also ungefähr nach Norden.

Eine verwandte Erscheinung gelangte erst einige Jahre nach der oben geschilderten zur Beobachtung, wird aber hier wegen der sachlichen Übereinstimmung angeführt. Es war nämlich nachträglich zwischen *U* und *R* ein Steckenzaun gezogen worden, der in der Planskizze mit *Ur'* angedeutet ist. In der Nähe dieses Zaunes befanden sich (bei *t* und *e*) Leinpflanzen. Mehrmals wurde

beobachtet, wie sich dieselben gegen den Zaun hin drehten. Es geschah dies jedesmal an Vormittagen, wenn beide Wände desselben durch längere Zeit von den Sonnenstrahlen erwärmt worden waren und dann der Himmel sich bewölkte. Die dem Scheitel des Winkels *U* und beiden Zaunwänden nahe Pflanze *(t)* stellte dann ihren Gipfel in die Mittelrichtung zwischen *Us* und *Ur'*. Die von der Wand *Us* weiter entfernte Pflanze *u* drehte sich der Wand *Ur'* zu, von der Wand *Us* nur wenig beeinflußt.

Mit Einbruch der Dunkelheit, also zur Zeit fortschreitender Abkühlung, senkten sich die Gipfel der Leinpflanzen aus ihrer



Fig. 4a.
Leinpflanze mit thermotropisch geneigtem Gipfel.



Fig. 4b.
Leinpflanzen, welche ihre Gipfel in die Richtung der Sonnenstrahlen eingestellt haben.

vorigen horizontalen Lage weiter nach abwärts. Diesen Znstand zeigt die Figur 3, ebenso 4a. Wurden die Pflanzen nach Mitternacht von neuem beobachtet, so war die Senkung keine so tiefe mehr wie am Abend. Auch wiesen nunmehr die Gipfel nach allen möglichen Richtungen, nicht mehr sämtlich nach Norden wie zur Zeit des Anbruchs der Dunkelheit.

Der Verfasser erblickte die Veranlassung der abendlichen Senkung der Gipfel in dem Wärmeüberschusse des Bodens gegenüber der sich abkühlenden Luft. Um die Mitternachtszeit war dieser Überschuß durch Ausstrahlung aufgebraucht, mit ihm war der Anlaß zur tieferen Senkung der Gipfel verloren gegangen.

Noch mehr änderte sich das Bild, wenn auf eine Nacht, in welcher die geschilderten Erscheinungen eingetreten waren, ein

sonnenheller Morgen folgte. An trüben Tagen fielen alle die beschriebenen Erscheinungen aus. Nur die Seitwärtsneigung der Gipfel blieb erhalten.

In demselben Jahre und in den darauf folgenden wurde noch an den Rändern anderer, dem ersterwähnten *(a b c d)* benachbarten Beete (z. B. auf *l m* und *n o*) Lein angebaut. Die oben geschilderten Erscheinungen wiederholten sich nach Eintritt der Seitwärtsneigung der Gipfel jedesmal entsprechend den äußeren Verhältnissen (Sonnenschein oder Trübung, Tageshelle oder Nacht), so wie sie oben dargestellt wurden.

Die Annahme, daß in den angeführten Erscheinungen Wirkungen von positivem Thermotropismus vorliegen, war nun durch Versuche auf ihre Richtigkeit zu prüfen. Zum Zwecke der Anstellung derselben wurden in den folgenden Jahren Leinpflanzen in prismatischen Holzröhren von je 60 cm Länge und 15×15 cm^2 innerem Querschnitte erzogen, meist deren mehrere in einer Röhre. Mit diesen einfachen Kulturgefäßen konnten nun beliebige Veränderungen des Standortes und der Richtungen der Pflanzen vorgenommen werden.

III. Versuche. Positiver Thermotropismus.

Als zuerst eine Pflanze in einem der erwähnten Kulturgefäße durch Umlegen ihres Gipfels den Eintritt in die Phase thermotropischer Reizbarkeit zu erkennen gab, suchte der Verfasser zunächst den Erfolg der Strahlung aus einer Wärmequelle von einigermaßen höherer, jedoch nicht exzessiver Temperatur zu ermitteln.

An einem Augusttage wurde nach Eintritt vollkommener Dunkelheit im Garten (in der Nähe von *Q*), etwa 19,5 dm von der Schuppenwand *(R S)* entfernt, ein schwarzer eiserner Topf von 20 cm Höhe und 25 cm mittlerem Durchmesser auf einen Untersatz gestellt und zwischen Topf und Wand, von ersterem (mit Rücksicht auf die Dimensionen der Holzröhre) etwa 10 dm, von letzterer 8 dm entfernt, das Kulturgefäß so postiert, daß die Pflanzengipfel in gleicher Höhe mit der Mitte des Topfes zu stehen kamen. Letzterer war zu mehr als drei Viertteilen mit heißem Wasser gefüllt worden. Tatsächlich vollzog jene Pflanze, welche ihren Gipfel gesenkt hatte, mit demselben eine Drehung gegen den Topf. Eine zweite, im selben Gefäße wachsende Pflanze änderte dagegen ihre Lage in keiner Weise. Diese Pflanze hatte ihren Gipfel noch nicht übergeneigt.

Bald darnach an einem mäßig kühlen Tage, an welchem die Sonne nur selten und nur für Augenblicke aus den Wolken trat, wurde der Versuch wiederholt (diesmal also bei Tageslicht). Es wurde derselbe Topf verwendet und dasselbe Kulturgefäß, auch die Distanzen waren dieselben. In dem Gefäße war zu dieser Zeit auch schon die zweite Pflanze in den reizempfänglichen Zustand getreten. Der Topf war wieder so wie das erstemal mit heißem Wasser gefüllt worden. Zu Anfang des Versuches konnte man zur Not die Hand an die Außenfläche anlegen.

Beide Pflanzen antworteten auf den Reiz der Wärmestrahlung. Die Richtungen der zwei Sproßgipfel schlossen anfangs, nach rückwärts verlängert gedacht, einen Winkel von 130 ° ein. Das Kulturgefäß war so gedreht worden, daß die Verbindungslinie zwischen seiner Mitte und derjenigen des Topfes den von den beiden Pflanzengipfeln eingeschlossenen Winkel halbierte. (Siehe Fig II rechts bei *V*.) Um 8$^1/_2$ Uhr vormittags begann die Drehung der beiden Sproßgipfel gegen den Topf. Um 11$^1/_2$ Uhr waren beide gegen die Mitte desselben gewendet. Um 12 Uhr hatten sie sich, jeder in der von ihm anfänglich eingeschlagenen Richtung, um so viel weiter gedreht, daß ihre Gipfel untereinander in Kreuzstellung standen (Fig. II bei *W*). Der Scheitel des von den Sproßgipfeln eingeschlossenen Winkels war von seinem ursprünglichen Orte auf der Rückseite des Kulturgefäßes nach einem Punkte vor dem letzteren und zuletzt nach der Kreuzungsstelle gewandert. Die Pflanzen hatten sich, wie es in ähnlichen Fällen ganz allgemein beobachtet wird, nach Erreichung der angestrebten Lage, dem erhaltenen Antriebe weiter folgend, noch über diese hinausbewegt (bis zur erwähnten Kreuzstellung). Ein Nachfüllen von heißem Wasser hatte bei keinem der beiden Versuche stattgefunden. Zur Mittagszeit wurde der Topf weggestellt. Um 3 Uhr nachmittags nahmen die beiden Sproßgipfel ganz andere Lagen ein als mittags, und um 8 Uhr abends wieder andere. Sie hatten nicht mehr die während des Vormittags eingeschlagene Drehungsrichtung beibehalten, sondern sich von 12 Uhr an ohne erkennbares Gesetz bewegt.

Durch beide Versuche hatte sich herausgestellt, daß die Leinpflanzen tatsächlich in demjenigen Lebensabschnitte, in welchem sie zu diesem Versuche verwendet wurden, auf den Reiz strahlender Wärme durch Drehungen ihrer Gipfel gegen die Wärmequelle antworteten, daß diese Drehungen aber erst dann erfolgen, wenn die Pflanzen ihre Sproßgipfel selbsttätig geneigt haben. Weiterhin angestellte Versuche lieferten sämtlich die gleichen Ergebnisse.

An einem anderen Tage zeigten die reizempfänglichen Pflanzen ein anscheinend abweichendes Verhalten. Während eines warmen Regens wendeten sich die auf dem Beetrande *l m*, also in der Nähe des Schuppens, wachsenden Leinpflanzen mit ihren Gipfeln sämtlich von dessen Wand hinweg. Ihre Richtungen standen alle senkrecht auf der Fläche derselben. In der Nähe des Schulhauses wuchs (auf der Zeile *i k*) zu dieser Zeit gleichfalls Lein. Auch die hier erzogenen Pflanzen wendeten sich, genau zur selben Stunde, mit ihren Sproßgipfeln von der Schulhauswand unter rechten Winkeln weg. Die vordem (auf *a b* und *c d*) konstatierte Nordrichtung war jetzt auch an den beim Schuppen wachsenden Pflanzen nicht zu beobachten. Ihre Einstellung in diese Richtung wäre um diese Zeit (bei Tageslicht und trübem Wetter) in einem nicht minder auffallenden Gegensatze zu dem früher wahrgenommenen Verhalten gestanden, wie das an diesem Tage zu verzeichnende. Diese Richtungen der Sproßgipfel sind in der Figur 2 durch Pfeile gekennzeichnet. Beide Zeilen (*l m* und *i k*) sind rechts auf dieser Figur nochmals dargestellt.

Der Verfasser brachte, um eine Erklärung dieser Erscheinung zu finden, zwei Gefäße mit reizbaren Leinpflanzen in ein Zimmer, dessen Temperatur wenig um 17° C herum schwankte. Er stellte in die Mitte desselben auf einen Stuhl einen Sack, der mit Sägespänen gefüllt und dann in Wasser getaucht worden war. Die Kulturgefäße wurden in einiger (und für beide Röhren gleicher) Entfernung von diesem Sacke so aufgestellt, daß die Pflanzengipfel mit demselben in gleicher Höhe standen.

Tatsächlich trat jetzt Drehung ein, aber nur an der Pflanze in einem der beiden Kulturgefäße. Dieses stand in der Linie des kürzesten (also senkrechten) Abstandes zwischen dem Sacke und der nächsten Zimmerwand. Letzterer Abstand betrug 150 cm. Die Pflanzen in diesem Gefäße waren von der Wand 85 cm entfernt, vom Sacke 65 cm. Die andere Röhre war seitlich vom Sacke (gleichfalls 65 cm von demselben entfernt) so aufgestellt, daß die Verbindunglinie zwischen den Mitten beider in ihrer Verlängerung die Wand erst in einem Abstande von fünf Metern (vom Sacke aus gemessen) unter einem sehr schiefen Winkel traf.

Die Pflanze in diesem Gefäße erfuhr keine Ablenkung.

Der Verfasser schloß, daß die Strahlung zwischen der wärmeren Wand und dem durch Wasserverdunstung abgekühlten Sacke der die Drehung auflösende Reiz gewesen sei, ferner, daß dieser Reiz auf die Pflanzen in dem zweiten Gefäße wegen der (der weitaus größeren Distanz entsprechenden) vielmal geringeren Intensität der Wärmestrahlung nicht mit einer zur Auslösung einer Bewegung hinreichenden Stärke wirkte.

Die Bestätigung dieser Ansicht wurde seither dadurch geliefert, daß der Verfasser von da an regelmäßig zur Hervorrufung des Strahlungsreizes für den thermotropischen Versuch den oben erwähnten eisernen Topf, aber nicht mit heißem Wasser gefüllt, sondern mit kaltem (frisch aus dem Brunnen geholten) mit Erfolg verwenden konnte. Die Pflanzen wurden dann jedesmal in die Linie des senkrechten Abstandes des Topfes von der Wand gestellt, ungefähr 65 cm von ersterem und 85 cm von letzterer entfernt.

Die Erklärung des Verhaltens der Pflanzen im Garten während des Regens war nun gegeben. Die beiden Wände waren vom Regen getroffen worden. An ihrer Oberfläche verdunstete Wasser unter Wärmebindung. Die Pflanzen wendeten sich von der kälteren Wand hinweg der wärmeren Luft zu. Es lag also wieder ein Fall von Thermotropismus vor.

Die im Garten und bei den Versuchen beobachteten Erscheinungen gestatten einen Schluß auf die Empfindlichkeit der Leinpflanze für strahlende Wärme während der Phase ihrer Reizbarkeit. Wie gering ist die Wärmedifferenz zwischen einer Zimmerwand und der Außenfläche eines mit kaltem Wasser gefüllten Topfes! Und noch kleiner ist wohl der Wärmeunterschied zwischen dem Pflanzen tragenden Gartenboden und der des Abends sich abkühlenden Luft. Und doch reichten diese Unterschiede hin, um die Gipfel der Leinpflanzen zu Drehungen zu veranlassen. Selbst

die Strahlung aus den Stecken eines Zaunes vermochte sie zu drehen. Aber weitaus geringer als diese Wärmeunterschiede ist sicher derjenige zwischen der Schulhauswand *(MN)* und der Luft zur Zeit des Anbruches der Dunkelheit. Von 3 Uhr an bis zum Eintritte der thermotropischen Erscheinung auf *a b* und *c d* unter dem Einflusse der Wärmedifferenz während der Dämmerung (zwischen 7 und 8 Uhr abends), war kein Sonnenstrahl auf diese Wand gefallen. Und doch reichte der Rest von Wärme, der ihr geblieben war, hin, um auf eine Entfernung von 13$^1/_2$ m die Gipfel der Leinpflanzen auf *a b* und *c d* so zu beeinflussen, daß sie nicht ausschließlich der Strahlung aus der ihnen so nahe gelegenen und viel wärmeren Schuppenwand *(R S)* gehorchten, sondern auch derjenigen, welche von ihr selbst (von *MN)* ausging, und daß sie sich in eine Mittelrichtung (gegen Norden) stellten. Hierbei kommt jedoch auch in Betracht, daß die Fläche der Schulhauswand viel größer ist als diejenige der Schuppenwand.

Im Folgenden wird, wie es zum Teile auch im Vorhergehenden geschehen ist, die Fähigkeit der Leinpflanze, auf den Reiz strahlender Wärme durch Drehbewegungen ihres Gipfels zu antworten, meist kurz mit „Reizempfindlichkeit, Empfindlichkeit oder Reizbarkeit" bezeichnet werden, um eine schleppende Ausdrucksweise zu vermeiden.

IV. Negativer Thermotropismus.

Der Verfasser wollte in einem späteren Jahre die Wirkung exzessiver Temperaturen auf die Leinpflanze untersuchen. Er stellte zu diesem Zwecke wieder zwischen dem gewöhnlich verwendeten eisernen Topfe und der Zimmerwand ein Kulturgefäß mit einer reizbaren Pflanze auf. Der Topf wurde zu drei Viertteilen mit Wasser gefüllt. In dieses wurden Stücke gebrannten Kalkes geworfen. Sowie die intensive Wärmeentwicklung begann, drehte sich der Gipfel der Pflanze langsam vom Topfe hinweg. Der Verfasser wollte dem Einwande begegnen, daß diese Bewegung nur die Fortsetzung einer aus irgend einem andern Anlasse begonnenen sei. Er drehte daher das Kulturgefäß um 180°. Drehungsachse war eine vertikale Kante dieses Gefäßes. War die Bewegung des Sproßgipfels nur die Fortsetzung einer schon früher begonnenen, so mußte sich derselbe jetzt dem Topfe nähern. Allein abermals wich er von demselben zurück.

Im Garten war um diese Zeit eine Zeile von Leinpflanzen (auf dem Beetrande *p q*) in den reizempfänglichen Zustand getreten. Siebzig Zentimeter von dieser Zeile in senkrechtem Abstande entfernt, der Mitte derselben gegenüber (bei *R*) wurde an einem Abende wieder derselbe Topf aufgestellt und zum Teile mit Wasser gefüllt. In demselben wurde durch Löschen von Kalk eine große und andauernde Hitze erzeugt.

Der Erfolg war ein sehr auffallender. Die Pflanzen stellten sich im Verlaufe von weniger als zwei Stunden mit ihren Gipfeln sämtlich in wohl definierbare Lagen ein. Ihre Richtungen entsprachen nämlich genau den Radien eines aus dem Mittelpunkte

des Topfes beschriebenen Kreises. Sie hatten sich alle vom Topfe weggewendet. Die Linien ihrer (gedachten) rückwärtigen Verlängerungen wiesen sämtlich gegen die Mitte desselben. So ist es auch rechts auf der Planskizze bei *p q* dargestellt.

V. Autonome Drehungen.

Eine fünfte Veränderung, welche sich sowie die bisher besprochenen genau vom Beginn der horizontalen Überneigung der Gipfel an in den Lebensäußerungen der Leinpflanze bemerkbar macht, konnte wegen der Schwierigkeit der Analyse, hervorgerufen durch mitspielende Erscheinungen, erst spät vom Verfasser konstatiert werden. Dieselbe besteht in einer eigentümlichen Unruhe, welche zur Zeit des Eintrittes in die Reizbarkeitsphase über die Pflanze kommt. Diese führt von da an ohne irgendwelche erkennbare äußere Veranlassung mit ihrem horizontal übergeneigten Gipfel Drehbewegungen aus. Aber das geschieht nur unter besonderen Umständen. An sonnenhellen Tagen unterbleiben diese Drehungen, weil die Sonne an diesen Tagen einen lenkenden Einfluß auf die Pflanze ausübt. An den auf solche Tage folgenden Abenden gehorchten die im Garten nahe bei den Wänden stehenden Leinpflanzen dem von den Mauern ausgehenden Strahlungsreize. Hierdurch wurden wieder die autonomen Drehungen verhindert. Diese waren dagegen während der Dauer der feineren Reizempfindlichkeit an allen trüben Tagen an sämtlichen, dagegen jeden Abend an jenen Pflanzen zu bemerken, welche wegen größeren Abstandes von den Mauern nicht unter dem Einflusse nächtlicher Strahlung aus diesen standen. War jedoch die Temperatur sehr niedrig, so fielen diese Drehbewegungen aus.

Durch autonome Drehungen hatten sich beim zweiten Versuche (siehe Kapitel III) die zwei reizempfindlichen Pflanzen in der Zeit von 12*h* mittags bis 3*h* nachmittags und später noch weiter bis um 8*h* abends aus den ihnen durch Strahlung aufgezwungenen Lagen nach Aufhören des Wärmereizes wegbegeben. Gleichfalls durch autonome Drehungen hatten die bei der Schuppenwand wachsenden Pflanzen (s. Kap. II) nach Aufhören der Strahlung aus derselben ihre Gipfel fortbewegt, so daß sie, wie oben erwähnt, um Mitternacht nach den verschiedensten Richtungen wiesen.

Allein, wenn die Feststellung dieser autonomen Drehungen infolge mehrerer Umstände mit Schwierigkeiten verbunden war, so wurde dieselbe doch andererseits erleichtert. Diese Drehungen werden nämlich dadurch auffällig, daß sie an einem so weit übergeneigten Gipfelstücke des Stengels vor sich gehen. Man könnte den Vergleich mit einer Uhr versuchen. Dann ist die horizontal gedachte Erdoberfläche das Zifferblatt, der übergeneigte Sproßteil ist der Zeiger und der ihn tragende aufrechte Stengel seine Drehungsachse. Durch die Länge des Zeigers wird seine an sich (infolge ihrer meist geringen Winkelgeschwindigkeit) sehr wenig auffällige Bewegung der Beobachtung und selbst der Messung zugänglich. Das Gleiche gilt von den durch Strahlungsreize hervorgerufenen Drehbewegungen der Leinpflanze.

Die in diesem Abschnitte besprochenen Zirkumnutationen sind auf autonome Wachstumskrümmungen zurückzuführen, wie sie auch sonst an jungen, rasch in die Länge wachsenden Organen auftreten. Sie sind verwandt den kreisenden Bewegungen der Ranken Am nächsten stehen sie vielleicht denjenigen der Kleeseidesprosse. Zwar fehlt ihnen die Beziehung zu einer Stütze. Aber mit jenen Pflanzenteilen haben die nutierenden Leingipfel gemeinsam das Absuchen der Umgebung nach neuen Möglichkeiten und das zeitliche Zusammenfallen der Periode ihrer kreisenden Bewegungen nach Rankenart mit derjenigen des Besitzes feinerer Empfindlichkeit.

VI. Einstellung des Gipfels in die Richtung der Sonnenstrahlen.

Schon oben wurde erwähnt, daß während der Phase der Reizbarkeit (klaren Himmel vorausgesetzt) an jedem Morgen ein Wechsel in der Richtung des übergeneigten Gipfels der Leinpflanze stattfindet. Dies geschieht so, daß sich derselbe mit einem Stücke, welches kürzer ist als das vorher horizontal übergeneigte, schief aufwärts gegen die Sonne wendet und der Strahlungsrichtung derselben während ihrer scheinbaren Bewegung folgt (s. Figur 4b) [1]. Nur an trüben Tagen unterbleibt dieser Wechsel. Bei solchem Wetter sind die Gipfel unserer Pflanzen den ganzen Tag horizontal übergeneigt.

Man ist zunächst versucht, die Einstellung der Gipfel in die Insolationsrichtung als einen phototropischen Erfolg zu deuten. Um zu erfahren, ob nicht auch hier Thermotropismus vorliege, deckte der Verfasser nach dem Vorgange Vöchting's (s. dessen Abhandlung „Über den Einfluß der Wärme auf die Blütenbewegungen der *Anemone stellata*“) eine inwendig geschwärzte Glasglocke über eine reizempfindliche Pflanze und setzte sie dann der Sonnenstrahlung aus. Es wurde wieder die Vorsicht beobachtet, das Kulturgefäß so zu wenden, daß die von der Strahlung etwa bewirkte Drehung des Gipfels nicht als die Fortsetzung einer schon begonnenen, aber anderweitig veranlaßten Bewegung erscheinen konnte. Die Pflanze drehte ihren Gipfel bei diesem Versuche (und andere Pflanzen die ihrigen bei Wiederholung desselben) so weit, bis er näherungsweise in die Richtung der Sonnenstrahlen gelangt war. Jedoch neigten sich die Gipfel der zu diesen Versuchen verwendeten Pflanzen nicht schief aufwärts der Sonne zu wie diejenigen freistehender Artgenossen, sondern sie behielten ihre horizontale Überneigung bei, wie es in ihrem Falle den Umständen entsprach. Denn die Sonne erhitzte selbstverständlich mit ihren Strahlen nicht einen einzelnen Punkt oder einen engen Bezirk auf der Oberfläche des Glassturzes, sondern den ganzen ihr jeweils zugewendeten vertikalen Streifen auf demselben von oben bis unten.

---

[1]) Für die photographische Aufnahme der thermotropisch beeinflußten Leinpflanzen ist der Verfasser seinem Kollegen, Herrn Alfons Seibert, Schulleiter in Liebental, zu Dank verpflichtet.

Zur Erklärung jener scheinbar phototropischen Erscheinung genügt also der Thermotropismus der Leinpflanze, den wir schon vorher konstatiert haben. Dazu freilich berechtigen die Versuchsergebnisse uns nicht, die Mitwirkung der leuchtenden Sonnenstrahlen bei der Hervorrufung jener Erscheinung zu leugnen. Doch darf aus der Winkelgeschwindigkeit der Drehung unter dem Glassturze auf die entweder ausschließliche oder doch vorwiegende Wirksamkeit der dunklen Strahlen bei ihrer Erzeugung geschlossen werden.

VII. Folgen der Entgipfelung.

Unter I wurde bereits erwähnt, daß die Leinpflanzen, wenn sie einen Monat alt geworden sind, ihre Gipfel horizontal überneigen und daß die so entstehende Krümmung bei Umkehrung der Pflanze gegen den Boden nicht gänzlich ausgeglichen wird.

Dieses Verhalten der Pflanze führte den Verfasser auf die Vermutung, es könne hier einer jener Fälle vorliegen, von denen Vöchting in seiner Abhandlung über die „Bewegungen an Blüten und Früchten“ eine größere Zahl beschrieben hat. Die Zugehörigkeit wäre freilich insofern, wenigstens dem Wortlaute nach, keine vollständige, als ja die besprochene Bewegung in unserem Falle an Pflanzen vor sich geht, welche sich erst auf die Anthese vorbereiten.

Wenn obige Vermutung richtig war, so mußte die Pflanze nach Entfernung der Gipfelknospe die vorgenommene Seitwärtsneigung rückgängig machen.

Die Gipfelknospe einer Pflanze wurde abgeschnitten. Sie wurde dann sogleich wieder an dem Stumpfe bei der Schnittstelle befestigt. Der zum Anbinden verwendete Faden wurde so lang genommen, daß sein Gewicht hinreichte, um den Gewichtsverlust zu kompensieren, welchen die Gipfelknospe nunmehr durch Verdunstung erleiden mußte. In mechanischer Hinsicht hatte sich somit nichts geändert, wohl aber war der organische Zusammenhang zwischen der Gipfelknospe und ihrem früheren Träger aufgehoben. Der übergeneigte Gipfel dieses letzteren richtete sich im Verlaufe der folgenden Nacht lotrecht empor. Es war also die Gipfelknospe gewesen, welche während ihres Zusammenhanges mit dem ganzen Sprosse den Gipfel desselben zur horizontalen Überneigung vermocht hatte. Mit ihrer Loslösung aus dem organischen Verbande erwachte der negative Geotropismus des Sproßgipfels und streckte ihn lotrecht aufwärts.

Dieser Versuch bewies, daß die oben ausgesprochene Vermutung richtig war.

Der Verfasser glaubt vorschlagen zu dürfen, es möge die mehrerwähnte Seitwärtsneigung des Leinpflanzengipfels „Blühnutation“ genannt werden. Denn sie tritt, wie das eben geschilderte Versuchsergebnis lehrt, der Gipfelknospe zuliebe ein. Diese aber ist wesentlich der, um diese Zeit allerdings noch unfertige, Blütenstand.

Den Verfasser interessierte noch ein anderer Umstand. Er glaubte mehrfach bemerkt zu haben, daß solche geköpfte Leinpflanzen, obwohl sie die Empfindlichkeit für schwachwirkende Strahlung, z. B. aus einer vorher besonnt gewesenen Mauer, verloren hatten, doch noch auf den Reiz der Sonnenstrahlen durch ungefähre Einstellung in die Richtung derselben antworteten.

Er köpfte, um darüber Gewißheit zu erlangen, drei Pflanzen in einem Kulturgefäße. Nach vollzogener Aufrichtung ihrer Gipfel neigten sich, am genauesten gegen zwei Uhr, alle drei Stengel der Sonne zu, wie es unverletzte Pflanzen taten. Die hierbei auftretenden Krümmungen besaßen jedoch einen weit größeren Halbmesser als die an uneingekürzten Pflanzen unter gleichen Verhältnissen zu beobachtenden.

Am nächsten Tage, um 10 Uhr vormittags, wurde die Röhre mit den entgipfelten Pflanzen so gedreht, daß diese mit ihren ein wenig schief geneigten Gipfelstümpfen nach Osten sahen. Sie wanderten mit denselben dem Sonnenstande nach und holten ihn endlich ein. Unter dem geschwärzten Glassturze erfolgen gleichfalls Drehungen der geköpften Pflanzen als Wirkungen der Sonnenstrahlung [1]).

VIII. Die zweite Phase der Blühnutation.

Die feine Empfindlichkeit der Leinsprosse für strahlende Wärme verliert sich eines Tages. Während einer Spanne von 11 bis 14 Tagen (je nach den Wärmeverhältnissen) erstarkt die Knospe an dem übergeneigten Gipfel immer mehr und zu Ende dieser Zeit bemerkt man, wie sie sich allmählich auflockert, besonders deutlich am letzten dieser 11, beziehentlich 14 Tage. Jetzt stecken kleine, noch durchaus grüne Blütenknospen ihre Köpfchen an ganz kurzen Stielen hervor. Die Gipfelknospe ist nunmehr durch den Auflösungsprozeß in die Breite gegangen. Jene schmalen Blättchen, welche vordem, dicht anliegend, den Schutz des noch unfertigen, gleichsam embryonalen Blütenstandes besorgten, sind erheblich länger und breiter geworden und haben sich einigermaßen nach rückwärts umgeschlagen. Durch die gesteigerte Flächenentwicklung und die geänderte Lage sind sie jetzt weit mehr als vordem zur Assimilation befähigt (siehe Figur 5). Die horizontale Überneigung der Gipfel bleibt noch bestehen bis zum Eintritte der eigentlichen Blütezeit, welcher, je nach der Witterung, 11 bis 20 Tage später erfolgt.

Mit einer Pflanze, welche sich diesem Wendepunkte in der Entwicklung näherte, welcher durch die beginnende Auflösung der Gipfelknospe gekennzeichnet ist, also mit dem Eintritte der Blütezeit keineswegs zusammenfällt, sondern diesem selbst um Wochen vorausgeht, wurde der thermotropische Versuch in der oben (III) geschilderten Weise, also unter Verwendung des eisernen Topfes

[1]) Des Abends zeigten die geköpften Pflanzen, noch gerade so wie vor ihrer Entgipfelung, den nyktitropischen Schluß der Blätter unterhalb der Schnittstelle, u. z. noch ebensoweit herabreichend, wie vor der Verletzung.

mit kaltem Wasser, angestellt. Der Gipfel dieser Pflanze drehte sich, aber viel langsamer als derjenige jüngerer Pflanzen, nämlich nur durch 30 Bogengrade in $1^1/_2$ Stunden. Tags darauf war die Gipfelknospe aufgelöst, grüne Blütenknospen zeigten sich. Als nun der thermotropische Versuch wiederholt wurde, antwortete die Pflanze nicht mehr auf die Strahlung. Es trat nicht die geringste Drehung ein.

Der gleiche Wechsel des Verhaltens ist im Garten an allen in dieser Hinsicht ins Auge gefaßten Leinpflanzen von neuem festgestellt worden. Sowie die Auflösung der Gipfelknospe begann, fielen die abendlichen Drehbewegungen aus, welche bis dahin als Erfolge der Strahlung aus den tagsüber erwärmten Mauern zustande gekommen waren. Dagegen stellten sich die Pflanzen auch noch fernerhin während eben derselben Entwicklungsphase in die Strahlungsrichtung der Sonne. Es war also nur die feinere, nicht



Fig. 5.
Gipfelknospe der Leinpflanze im Stadium der Entfaltung (Beginn der zweiten Phase der Blühnutation). Etwas vergrößert.

die gröbere Empfindlichkeit für Wärmestrahlung verloren gegangen (vorausgesetzt, daß nicht Phototropismus vorlag).

Die Leinpflanze überträgt von dem Augenblicke an, in welchem sie in dieses Entwicklungsstadium getreten ist, den Schutz ihrer noch unfertigen Blüten den eigenen Decken derselben, den Kelchblättern. Dadurch entfällt die Notwendigkeit des Gipfelschlusses seitens der höchststehenden Blätter, die sich nunmehr ganz der Assimilationsarbeit zugewendet haben. Aber auch der nyktitropische Schluß, der an den der Gipfelknospe zunächst stehenden Blättern bis dahin allabendlich eingetreten war, ist, genau zur selben Zeit, mit einem Schlage verloren gegangen.

Verloren gegangen, oder doch sehr geschwächt ist endlich zur selben Zeit, gleichfalls mit einem Schlage, die Befähigung zu autonomen Drehungen. Erhalten bleibt von den in den Abschnitten II bis V erwähnten Veränderungen nur die Überneigung des Gipfels. Es liegt ein weit schrofferer Wechsel in den inneren Eigenschaften der Pflanze vor als in ihrer äußeren Erscheinung.

Diese bleibt bis auf die durch das Wachstum geänderten Dimensionen (von welchen auch diejenigen der Gipfelknospe zu nennen sind) bestehen. Aus diesem Grunde haben wir den ganzen Lebensabschnitt, in welchem der Gipfel der Leinpflanze übergeneigt erscheint, mit dem einheitlichen Namen der „Periode der Blühnutation" belegt. Allein während dieser Periode, etwa in der Mitte derselben, ändern sich, wie wir sahen, wichtige Eigenschaften der Pflanze. Man wird daher berechtigt sein, diesen Lebensabschnitt, der von der Funktionseinstellung der Samenblätter bis zum Eintritte der Blütezeit, gekennzeichnet durch das erste Blau einer Knospe, reicht, in zwei Teilphasen zu zerlegen. Die erste Phase der Blühnutation beginnt mit dem Eintritte der thermotropischen Befähigung und reicht bis zur beginnenden Auflösung der Gipfelknospe, die zweite von da bis zum Beginne der Blütezeit. Beim Anbruche derselben richtet die Pflanze in kürzester Zeit (z. B. in einer Nacht) ihren Gipfel auf und entfaltet den Blütenstand.

Auch der Mohn hebt die bis dahin abwärts geneigte Blütenknospe unmittelbar vor der Entfaltung derselben lotrecht aufwärts. In der Aufrichtung des Gipfels zu Beginn der Blütezeit liegt wieder eine Analogie zwischen dem Verhalten des Leins und demjenigen der Pflanzen vor, an welchen Vöchting die in seiner oben zitierten Schrift geschilderten Wahrnehmungen gemacht hat.

Bemerkenswert ist der Zusammenhang zwischen den schwindenden Lebenseigenschaften. Erstens verliert sich die feinere thermotropische Empfindlichkeit zugleich mit der Befähigung zum thermonastischen Schlusse (also zum Übergange in die Schlafstellung). Die Pflanze büßt also gleichzeitig in doppelter Hinsicht an thermischer Reizbarkeit ein. Zweitens geht mit diesen beiden Befähigungen auch diejenige zu autonomen Drehbewegungen ganz oder doch zu einem ansehnlichen Teile verloren. Das erinnert an das Verhalten des Kleeseidesprosses, welcher „am Klinostaten nicht nur die zirkumnutierende Bewegung einstellt, sondern auch die Reizbarkeit durch Kontakt verliert" (W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie II. Band S. 393).

Die Reihenfolge der Entwicklungszustände, welche sich am Hauptstengel zeigt, nämlich a) erste Phase der Blühnutation mit Umbiegung der vorher durchaus gradlinigen Hauptachse, b) zweite Phase der Blühnutation, c) Blüte, d) Reife wiederholt sich, abgesehen von den beiden letztgenannten, selbstverständlichen Abschnitten auch hinsichtlich der beiden Hälften der Phase der Blühnutation an gewissen Seitenachsen der Leinpflanze. Solche entspringen namentlich in der Nähe der Cotylen, zunächst aus den Achselknospen derselben, aber auch an höheren Stellen, insbesondere nach Einkürzung des Stengels.

IX. Winkelgeschwindigkeiten.

Der Anblick, welchen die dem Strahlungsreize oder auch dem inneren Bewegungsantriebe folgende unverletzte Leinpflanze bei Drehung ihres Gipfels darbietet, wurde schon oben mit der

Drehung eines Uhrzeigers auf dem Zifferblatte verglichen. Es lag der Wunsch nahe, die Geschwindigkeiten der ausgeführten Drehungen kennen zu lernen. Die Ermittelung geschah bisweilen durch Schätzung, in anderen Fällen mit dem Transporteur, häufig aber in der Weise, daß ein Kulturgefäß so gestellt wurde, daß eine der darin befindlichen Pflanzen mit ihrem Gipfel gegen eine feste Marke wies. Dann wurde die Zeit ermittelt, welche verlief, bis dieser Gipfel einen Bogen von 90° oder 180° beschrieben hatte.

Die im Folgenden angegebenen Kreisbogen wurden in jenen Fällen, bei denen nichts anderes angegeben ist, in je einer Stunde durchmessen.

Es zeigten sich die allerverschiedensten Verhältnisse. In allen Fällen spielt, wie zu erwarten war, die Lufttemperatur eine maßgebende Rolle.

Die autonomen Drehungen während der ersten Phase der Blühnutation erfolgten (im Freien) abends mit Geschwindigkeiten von 30 bis 40°, über Tags mit etwas höheren, einmal, bei besonders günstiger Wärme, sogar mit einer solchen von etwas über 70 Bogengraden. Da in der Nacht und tagsüber bei bewölktem Himmel selten die zu einer intensiven Lebenstätigkeit der Pflanzen hinreichenden Temperaturen herrschen, gehen die autonomen Drehungen, deren Auftreten ja auf die Stunden mit teilweise oder ganz fehlender Sonnenstrahlung beschränkt ist, fast durchweg langsam vor sich.

Die Drehungen infolge des von Mauern ausgehenden Strahlungsreizes wurden im Freien (also des Abends) meist mit Geschwindigkeiten von 30° vollzogen, im Zimmer gewöhnlich mit solchen von etwa 45°. Die Luftwärme im Zimmer betrug dabei 17 bis 18° C. Bei der Schulhauswand, also im Freien, beschrieb an zwei aufeinander folgenden Abenden (14. und 15. August) bei einer mittleren Luftwärme von 19, beziehungsweise 20° C eine und dieselbe Pflanze mit ihrem Gipfel jedesmal einen Bogen von 270° in $2^3/_4$ Stunden. Sie antwortete auf die während der abendlichen Abkühlung wechselnden Wärmeunterschiede zwischen Mauer und Luft und bewies hierdurch ihre außerordentliche Empfindlichkeit.

Die abendliche Senkung der Gipfel kam in weniger als einer halben Stunde zustande. Ihr Maß ist aus der Abbildung (4a) ersichtlich.

Weit ausgiebiger waren die Drehungen unter dem Einflusse der Sonnenstrahlung. Es wurden 108, 180, 200, ja auch 240° (auf die Dauer einer Stunde umgerechnet) zurückgelegt. Bei jenem Versuche, der das letztangeführte Resultat gab, war die Pflanze so gedreht worden, daß die Sonnenstrahlung sie aus der eingeschlagenen Drehungsrichtung zurücklenken mußte. Ähnliche Geschwindigkeiten wie die eben angegebenen wurden an unverletzten Pflanzen auch unter dem geschwärzten Glassturze beobachtet. Die undurchsichtige Glaswand vermochte also nicht die Drehungsgeschwindigkeit wesentlich herabzusetzen.

So große Geschwindigkeiten konnten naturgemäß nur dann auftreten, wenn empfindlich gewordene Leinpflanzen mit ihren Gipfeln vom Verfasser in eine Richtung gedreht worden waren, die sich um

ein Bedeutendes von derjenigen unterschied, in welcher in demselben Augenblicke die Sonnenstrahlen einfielen. Letztere zwangen dann die Gipfel zu beschleunigter Bewegung. Ohne Rückwärts- oder Vorwärtsdrehung wäre ihre Geschwindigkeit nur die der scheinbaren Sonnenbewegung geblieben. Man erinnert sich hierbei des Umstandes, daß eine andere Bewegung, die geotropische, am ausgiebigsten vor sich geht, wenn die Schwerkraft unter einem Winkel von 90° angreift. Ähnliches dürfte wohl auch vom Einflusse der Strahlungsrichtung gelten. Allein auch der andere Gedanke ist nicht abzuweisen, daß sich in der so hochgradig gesteigerten Winkelgeschwindigkeit unter der Einwirkung der Sonnenstrahlen der Einfluß der so vielmal größeren Reizstärke zeigt. Endlich kommt auch in Betracht, daß die Lufttemperatur gerade zur Zeit intensiver Strahlung der Sonne in der Regel eine hohe ist.

Die infolge von negativem Thermotropismus zurückgelegten Bogen wurden nicht gemessen. Die Pflanzen hatten sich aus ihren untereinander sehr verschiedenen Lagen binnen weniger als zwei Stunden in die neuen ihnen aufgezwungenen Richtungen begeben.

Wie das Entwicklungsstadium der Pflanzen die Drehungsgeschwindigkeit beeinflußt, zeigte sich, als eine ihre Gipfelknospe eben auflockernde Pflanze (die also an der Grenze zwischen der ersten und zweiten Phase der Blühnutation stand) dem Strahlungsreize nur zögernd folgte (in $1^1/_2$ Stnnden nur einen Bogen von 30° beschreibend, siehe VIII).

Die Beobachtungen über die thermotropischen Erscheinungen am unverletzten Leinsprosse weisen sämtlich auf die Gipfelknospe, den werdendenden Blütenstand, hin. Mit ihrem positiven Thermotropismus, so muß man annehmen, begünstigt die Pflanze diesen, wo sie kann, mit dem negativen schützt sie ihn, wo sie muß. Art und Maß der bewirkten Förderung oder der vermiedenen Schädigung wären freilich erst festzustellen.

Das Verhalten des Leins, wie es oben geschildert wurde, erinnert an animalische Verhältnisse. Zuerst das so außerordentlich feine thermische Empfindungsvermögen, demjenigen des Menschen an Schärfe möglicherweise überlegen. Zum zweiten die Befähigung zu gleichsam freier Wahl der Gangrichtung (nach Bedarf zur Wärmequelle hin oder von derselben hinweg). Und endlich der unruhvolle Bewegungsdrang, welcher, mit der feinen Empfindung zugleich kommend, mit ihr zugleich erlischt. Wie beim Tiere so sind auch bei der Pflanze Empfindung und Bewegung innig verkettet.

Anhang.

Mit dem Namen Thermotropismus hat van Tieghem „die Eigenschaft von Pflanzenteilen, durch ungleiche Erwärmuug zu Krümmungen veranlaßt zu werden“, belegt. Er war der Ansicht,

daß die einseitig erwärmten Pflanzenteile nach Maßgabe des Gesetzes vom Minimum, Optimum und Maximum in die Länge wachsen, so daß die einer günstigeren Temperatur ausgesetzte Flanke sich stärker, die gegenüberliegende in schwächerem Maße verlängert und daß infolgedessen der Pflanzenteil sich von der Seite der güstigeren Wachstumswirkung wegwendet. Man versteht derzeit unter Thermotropismus die durch Temperaturdifferenzen ausgelösten tropistischen Reizungen (Krümmungsreaktionen).

Es werden solche Bewegungen sowohl durch den Reiz strahlender wie durch denjenigen geleiteter Wärme hervorgerufen. Es empfiehlt sich, beide Formen der Reizung getrennt zu besprechen.

I. Erfolge strahlender Wärme.

Wortmann[1]) untersuchte, durch die Angabe von van Tieghem angeregt, die Sporangienträger von *Phycomyces nitens*, ferner Keimpflanzen von *Lepidium sativum* und *Zea mays* auf ihr Verhalten strahlender Wärme gegenüber. Er fand bei *Phycomyces* und *Lepidium* negativen Thermotropismus (Abwendung von der Wärmequelle), bei *Zea mays* dagegegen positiven (Hinwendung zu derselben). Ein einziger mit Keimpflanzen von *Linum usitatissimum* angestellter Versuch ergab für diese Spezies in dem angegebenen Entwicklungsstadium negativen Thermotropismus.

Steyer[2]) hat auf einen Fehler in Wortmann's Versuchsanstellung hingewiesen, nämlich auf die unzureichende Ausschaltung des Heliotropismus. Er fand bei *Phycomyces* gar keinen, bei *Lepedium* und *Zea* positiven Thermotropismus. Steyer's Einwand wird auch bezüglich der Keimpflanzen von *Linum* erhoben werden dürfen, welche so wie diejenigen von *Lepidium* starke heliotropische Empfindlichkeit besitzen. Daß die Keimpflanzen von *Linum usitatissimum* bei derselben Temperatur negativ thermotropisch reagieren sollen, bei welcher Keimpflanzen von *Lepidium* und *Zea* sich als positiv thermotropisch erwiesen, bei derselben Temperatur, bei welcher die nur um 14 Tage ältere Leinpflanze positiv thermotropisch reagiert, darf als unwahrscheinlich bezeichnet werden. Ganz sicher ist aber die von Wortmann angenommene thermotropische Erscheinung an der Leinpflanze nicht identisch mit den vom Verfasser in den obigen Darlegungen vorgeführten. Schon das Entwicklungsstadium, in welchem die von Wortmann der Wärmestrahlung ausgesetzte Leinpflanze stand, ist ein früheres als das der ersten Blühnutation.

Ein interessantes Objekt hat uns Vöchting[3]) in der an der Riviera heimischen *Anemone stellata* kennen gelehrt. Diese trägt ihre Blüten an Stielen, welche in der Nacht und auch sonst bei

[1]) Wortmann, Über den Einfluß der strahlenden Wärme auf wachsende Pflanzenteile. (Botanische Zeitung 1883).

[2]) Steyer, Reizkrümmungen bei *Phycomyces nitens*.

[3]) Vöchting, Über den Einfluß der Wärme auf die Blütenbewegungen der *Anemone stellata*.

kühlem Wetter abwärts geneigt sind. Durch steigende Wärme wird der Stiel veranlaßt, die Blüte zu heben, und diese öffnet sich zugleich. Die Pflanze ist also thermonastisch empfindlich (führt Schlafbewegungen aus). An heiteren Tagen folgt die Blüte dem Stande der Sonne. Auch wenn über die Pflanze ein geschwärzter Rezipient gedeckt ist, führt der Stiel die Blüte dem Sonnenstande nach. Die Pflanze ist also auch thermotropisch empfindlich. Die Empfindlichkeit erlischt mit dem Schlusse der Blütezeit und von da an ist der Stiel lotrecht aufgerichtet. In den Schlafbewegungen, in der Nachwanderung nach der Sonne, in der Reizbarkeit auch durch dunkle Wärme und in der Beschränkung der thermotropischen Empfindlichkeit auf eine engbegrenzte Zeit liegt eine Reihe von Analogien zu dem oben geschilderten Verhalten der Leinpflanze vor. Beide Objekte, der Saatlein wie die *Anemone stellata*, bieten ihre Reaktionen unter den in der freien Natur gegebenen Verhältnissen dar, gestatten also die Beobachtung auch unter einfachen Bedingungen. Beide reagieren auf bescheidene Wärmedifferenzen. Unter den natürlich gegebenen Verhältnissen erweisen sich beide Pflanzen als positiv thermotropisch. Bei beiden steht der Thermotropismus, wie aus der zeitlichen Einengung der Reaktionsfähigkeit hervorgeht, in Beziehung zur Sexualität, tritt aber beim Lein schon vor der Blütezeit ein, bei *Anemone stellata* gleichzeitig mit derselben.

II. Erfolge von Wärmedifferenzen, welche durch Leitung zustande gekommen sind.

Wortmann[1]) untersuchte auch mit Erfolg Wurzeln auf ihre thermotropische Reizbarkeit. Er hat sich vergebens bemüht, „bei Wurzeln, welche in Wasser oder feuchter Luft kultiviert und einseitig erwärmt wurden, einen Thermotropismus zu konstatieren.“ Dies gelang ihm erst, als er Keimpflanzen in einem aus Sägemehl hergestellten Boden wachsen ließ und in diesem Temperaturdifferenzen herstellte. Er fand, daß Keimwurzeln von *Zea Mays*, *Ervum Lens* und *Pisum sativum*, wenn sie einseitig auf eine nicht zu hohe Temperatur erwärmt wurden, nach der wärmeren Seite hin wuchsen. Oberhalb einer für die verschiedenen Objekte nicht übereinstimmenden „Grenztemperatur“ kehrte sich das Verhalten der Wurzeln um. Die Grenztemperatur beträgt bei *Ervum Lens* 27.5° C, bei *Pisum sativum* 32—33°.

„Nach den Untersuchungen von Klercker[2]) scheint es aber auch Wurzeln zu geben, die nur negativ thermotropisch reagieren“ (zitiert nach W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Band S. 580).

In Hinsicht auf Verbreitung und biologische Bedeutung des Thermotropismus dürfte derjenige der Wurzeln an erster Stelle stehen.

---

[1]) Wortmann, Über den Thermotropismus der Wurzeln, Botanische Zeitung 1885.

[2]) J. A. Klercker, Die caloritropischen Erscheinungen bei einigen Keimwurzeln.

Daß die Ansicht von van Tieghem über das Zustandekommen der thermotropischen Krümmung nicht stichhaltig ist, geht direkt aus den Beobachtungen Wortmann's hervor. Die Wurzeln mußten sich, wenn sie der von van Tieghem aufgestellten Regel folgten, in einer Richtung krümmen, welche der von ihnen tatsächlich eingeschlagenen gerade entgegengesetzt gewesen wäre.

Bei dem durch Strahlung angeregten Thermotropismus, z. B. bei demjenigen der Leinpflanze unter den im Freien gegebenen Verhältnissen, sind die erzielten Wärmeunterschiede der beiden Flanken so geringfügig, daß auch hier die Regel van Tieghem's versagt. Die Heranziehung einer Transpirationsdifferenz zur Erklärung der thermotropischen Bewegung des Leinstengels stößt auf dieselbe Schwierigkeit.

Zur Physiologie der Spirogyrazelle.

Von

C. van Wisselingh.

Mit Tafel IV—VI.

Über die Untersuchung abnormer Zellen und Protoplasten.

Historisches.

Für unsere Kenntnis der Funktionen des Zellkernes hat die Untersuchung kernloser Zellen und Protoplasten und von Zellen, die ein Übermaß an Kernmasse enthalten oder in anderer Hinsicht von normalen Zellen verschieden sind, eine große Bedeutung erhalten. Auf diese Weise ist man zur Lösung verschiedener Probleme gekommen. Bei der Untersuchung kernloser Zellen und Protoplasten hat es sich gezeigt, wie große Bedeutung der Kern für das Leben hat. Mit mehr oder weniger günstigem Erfolg hat man untersucht, welchen Einfluß der Kern auf verschiedene Lebensprozesse und Symptome ausübt, nämlich auf die Assimilation, insbesondere auf die Stärkebildung, auf das Wachstum der Zellwand, auf die Zellteilung, auf die Chlorophyllbildung, auf die Atmung, auf die Plasmabewegung, auf den Turgor und auf die Dehnbarkeit der Zellwand.

Die Versuche, welche mit dem Zweck, die obengenannten Abnormitäten hervorzurufen, angestellt wurden, führten weiter zu Ergebnissen, die für unsere Kenntnis der Kernteiluug Bedeutung hatten.

Auf verschiedene Weise haben die Untersucher gestrebt, ihren Zweck zu erreichen. Die Untersuchungen, welche in der angedeuteten Richtung angestellt worden sind und die bedeutendsten Resultate, welche man dabei erhalten hat, werde ich kurz erwähnen, um zu beweisen, wie wichtig solche Untersuchungen sind für die Kenntnis der verschiedenen Prozesse, welche in den Zellen stattfinden und der Rolle, die der Kern bei denselben spielt.

Mehrere Autoren haben sich mit der Frage beschäftigt, ob zum Wachstum der Zellwand die Anwesenheit eines Kernes in dem Protoplasten ein wesentliches Erfordernis sei. Diese Frage ist von einigen im verneinenden, von andern im bejahenden Sinn beantwortet worden.

Bei den Versuchen, welche angestellt wurden, um die Frage zu lösen, bildeten kernlose Protoplasten und kernlose Zellen das Untersuchungsmaterial. Nach Klebs[1]) können solche Protoplasten einige Wochen leben, während Gerassimoff[2]) und ich[3]) bei kernlosen *Spirogyra*-Zellen zu dem nämlichen Resultate kamen.

Schmitz[4]) fand bei den vielkernigen Zellen der Siphonocladiaceen, daß ausgestoßene Plasmamassen nur dann eine Zellwand bildeten, wenn sie mindestens einen Zellkern enthielten, während kernlose Plasmateile immer ohne die Bildung einer Zellwand zu Grunde gingen.

Klebs[5]) untersuchte bei *Zygnema, Spirogyra* und *Funaria hygrometrica* kernlose Teile der Protoplasten. Durch Plasmolyse mittels einer Rohrzuckerlösung gelang es ihm, den Zellinhalt in kernhaltige und kernlose Teile zu teilen. Bei den kernhaltigen konnte er Zellwandbildung beobachten, bei den kernlosen dagegen nicht[6]).

Den Untersuchungen von Ch. O. Townsend[7]), welche später gemacht worden sind, als die von Klebs, ist zumal großer Wert beigelegt worden. Er stellte plasmolytische Versuche mit Rohrzuckerlösungen an bei den Pollenschläuchen von *Hyacinthus* und anderen Pflanzen, bei den Blatt- und Stengelzellen von *Elodea canadensis*, bei den Blatt und Stengelhaaren und Siebröhren von *Cucurbita* und anderen Pflanzen, bei den Rhizoiden von *Marchantia*, beim Protonema von *Bryum*, beim Prothallium von *Gymnogramme* und bei noch anderen Objekten. Auf Grund seiner Beobachtungen bestreitet er die Ansicht derjenigen, welche bei kernlosen Plasmateilen Zellwandbildung festgestellt zu haben meinen. Er kommt

---

[1]) Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. (Untersuchungen aus dem botanischen Institut zu Tübingen. Bd. 2. 1886—1888. S. 563.) Über den Einfluß des Kernes in der Zelle. (Biolog. Zentralbl. Bd. VII. 1887. Nr. 6. S. 167.)

[2]) Zur Physiologie der Zelle. (Separat-Abdruck aus Bull. de la Soc. Imp. des Nat. de Moscou. 1904. Nr. 1. S. 9.)

[3]) Over wandvorming bij kernlooze cellen. (Overdruk uit het Bot. Jaarb. Dodonaea. 13e deel. 1904. S. 5.)

[4]) Beobachtungen über die vielkernigen Zellen der Siphonocladiaceen. (Festschrift der Naturf.-Gesellschaft in Halle a. S. 1879. S. 273.)

[5]) Beiträge z. Phys. d. Pflanzenzelle. (l. c. S. 563.) Über den Einfluß des Kernes in der Zelle. (l. c. S. 165 ff.)

[6]) Die Versuche von Klebs habe ich bei *Spirogyra* wiederholt, nämlich bei einer Art mit langen, dünnen Zellen. Die Dicke dieser Zellen war 30 bis 32 μ und die Länge 188 bis 940 μ. Sie enthielten ein Chromatophor und die Scheidewände waren mit einer Falte ausgestattet. In einer 15-prozentigen, mit Grabenwasser bereiteten Zuckerlösung zogen die Protoplasten sich zusammen und zerfielen in mehrere Teile. Nach einigen Tagen hatten viele kernhaltige Protoplasmateile sich mit einer neuen Zellwand umgeben, die mit Jod und 76-prozentiger Schwefelsäure die Cellulosereaktion zeigte. Bei den kernlosen Protoplasmateilen konnte ich eine derartige Zellwand nicht wahrnehmen. In letzteren hatte sich oft viel Stärke gebildet. Einige kernhaltige Protoplasten hatten nicht nur eine Zellwand bekommen, sondern waren überdies bedeutend in die Länge gewachsen, während Kernteilung und Zellteilung stattgefunden hatten, wobei wieder Scheidewände mit Falten entstanden waren.

[7]) Der Einfluß des Zellkerns auf die Bildung der Zellhaut. (Jahrb. für wissensch. Botanik. Bd. XXX. 1897. S. 484—510.)

zu dem folgenden Schluß: „Nach allen Erfahrungen ist zur Zellhautbildung der Einfluß des Zellkerns erforderlich. Dieser Einfluß kann auch nach kernfreien Cytoplasmamassen durch verbindende Plasmafäden übermittelt werden, und es bedarf erst der Zerstörung dieser, um Hautbildung an kernfreien Plasmaportionen zu sistieren." [1])

Den negativen Resultaten der obengenannten Autoren gegenüber stehen die positiven von Palla und anderen. In mehreren Fällen konnte Palla [2]) bei Pollenschläuchen, die in einer zehnprozentigen Rohrzuckerlösung kultiviert wurden und einen Teil ihres Plasmas mit den Kernen ausgestoßen hatten, die Bildung einer Zellwand konstatieren. Durch Plasmolyse mit einer Zuckerlösung gelang es ihm, bei den Blättern von *Elodea canadensis*, den Wurzelhaaren von *Sinapis alba*, den Rhizoiden von *Marchantia polymorpha* und bei *Oedogonium* die Protoplasten in kernhaltige und kernfreie Teile zu sondern. Es zeigte sich, daß auch die kernfreien Teile imstande waren, eine neue Zellwand zu bilden. Veranlaßt durch die kritischen Betrachtungen Townsend's, hat Palla [3]) neue Versuche mit Pollenschläuchen, Rhizoiden von *Marchantia polymorpha* und Brennhaaren von *Urtica dioica* angestellt. Die beiden letzteren Objekte wurden in einer zehnprozentigen Zuckerlösung durchgeschnitten, und es zeigte sich dann, daß auch die kernfreien Teile imstande waren, eine neue Zellwand zu bilden, während die Untersuchung der Pollenschläuche auch zu einer Bestätigung der früher erhaltenen Resultate führte. Versuche mit Pollenschläuchen sind auch von C. Acqua [4]) angestellt worden, der zu demselben Resultate gelangte, wie Palla.

Gerassimoff [5]) hat Mitteilungen über Zellwandbildung bei kernlosen Zellen gemacht. Er erhielt solche Zellen, als er eine hemmende Einwirkung auf den Kernteilungsprozeß hervorrief. Dieses gelang ihm durch eine plötzliche Abkühlung und auch durch Einwirkung von Anaesthetica. Wenn die Scheidewand sich normal entwickelte, entstand eine kernlose Zelle neben einer Zelle, die zwei Kerne gewöhnlicher Größe, einen zusammengesetzten Kern oder einen einfachen, großen Kern enthielt. Gerassimoff untersuchte also keine kernlosen Teile von Protoplasten, sondern er verfügte über kernlose Zellen. Er kam zum Resultat, daß die kernlosen Zellen ohne Zweifel imstande waren, in die Länge zu wachsen, aber daß das Wachstum im Vergleich mit dem der kernhaltigen Zellen unbedeutend war. [6])

Fittung [7]) bezweifelt, ob Gerassimoff in der Tat Wachs-

---

[1]) l. c. S. 506 u. 507.

[2]) Beobachtungen über Zellhautbildung an des Zellkernes beraubten Protoplasten. (Flora. 1890. S. 314.)

[3]) Über Zellhautbildung kernloser Plasmateile. (Berichte der deutschen bot. Gesellsch. Jahrg. 24. 1906. Heft 8. S. 408.)

[4]) Contribuzione alla conoscenza della cellula vegetale. (Malpighia. Vol. 5. 1891. — Ref. A. Zimmermann. Die Morph. u. Physiol. des pflanzl. Zellkernes. Jena 1896. S. 92.)

[5]) Über den Einfluß des Kernes auf das Wachstum der Zelle. (Bull. de la Soc. Imp. des Nat. de Moscou. 1901. S. 185 ff.)

[6]) l. c. S. 216.

[7]) Bot. Zeitung. 1902. Abt. 2. S. 36 u. 37.

tum der Zellwand beobachtet hat und ist der Meinung, daß bei den kernlosen Zellen wohl eine Verlängerung der Zellwand lediglich durch Dehnung infolge Erhöhung des Turgors hat eintreten können.

Auch mir[1]) gelang es, bei *Spirogyra* kernlose Zellen zu erhalten, aber auf eine andere Weise als Gerassimoff. Ich brachte die *Spirogyra*-Fäden in eine Chloralhydratlösung von $^1/_{10}$ oder $^1/_{20}$ %. Kern- und Zellteilungen fanden dann nicht mehr statt. Nach einem oder mehreren Tagen wurden die Fäden wieder in Grabenwasser gebracht. Nach einiger Zeit traten wieder Kern- und Zellteilungen auf, aber diese zeigten allerlei Abweichungen und bisweilen entstanden dann auch kernlose Zellen. Auch ich[2]) konnte bei den kernlosen Zellen feststellen, daß sie anfangs etwas länger wurden. Um zu prüfen, ob bei den kernlosen Zellen wirklich Zellwandbildung stattfand, studierte ich[3]) bei *Spirogyra* das Wachstum der Zellwand. Ich kam dabei zu dem Resultat, daß nach jeder Zellteilung sich eine neue Zellwand bildet, welche die alte Zellwand und das neue Diaphragma bedeckt, und daß auch in den kernlosen Zellen eine derartige Wandbildung stattfindet.

H. Winkler[4]) ist der Ansicht, daß die Wandbildung bei den kernfreien Zellen durch die Nachbarschaft der kernhaltigen ermöglicht werden kann, weil deren Protoplasten durch feine Plasmaverbindungen mit denen der kernfreien verbunden sein könnten. Gegen diese Behauptung kann man einwenden, daß man gerade bei *Spirogyra* das Vorkommen von Plasmaverbindungen nicht hat beweisen können. In dieser Abhandlung komme ich auf die Wandbildung bei kernlosen Zellen zurück und ich werde dann zeigen, daß man dieselbe auch sehr gut erklären kann, ohne die Anwesenheit von Plasmaverbindungen anzunehmen, selbst wenn man annimmt, daß sie von der Funktion des Kerns abhängig ist.

Die kernlosen *Spirogyra*-Zellen sind nach Gerassimoff[5]) auch ein geeignetes Objekt, um die Bildung der Stärke unter verschiedenen Umständen zu studieren. Unter dem Einfluß des Lichtes findet in diesen Zellen eine Ansammlung von Stärke statt. Auch in den kernlosen Kammern, d. h. in den kernlosen Teilen von Zellen mit unvollkommenen Querwänden, findet eine Vermehrung der Stärke statt, aber in geringerem Grade, als in den kernlosen Zellen. Die Dissimilationsprozesse gehen nach Gerassimoff auch in den kernlosen Zellen vor sich, was sich zeigt, wenn die Kulturen ins Dunkle gestellt wurden. Sie sind aber viel schwächer, als in den kernhaltigen Zellen.

Bei kernlosen Teilen der Protoplasten von *Zygnema* und *Spirogyra*, welche mittelst Plasmolyse erhalten waren, konnte auch

---

[1]) Über abnormale Kernteilung. Fünfter Beitrag zur Kenntnis der Karyokinese. (Bot. Zeitung. 1903. Abt. 1. S. 209, 211, 214, 222, 223 u. 224.) Over wandv. bij kernl. cellen. S. 3 u. 4.

[2]) l. c. S. 5 u. 6.

[3]) l. c. S. 7 ff.

[4]) Bot. Zeitung. 1907. Nr. 8. S. 138.

[5]) Zur Physiologie der Zelle. (l. c. S. 7 ff. und S. 76.)

Klebs[1]) im Lichte eine Ansammlung von Stärke konstatieren. Kernfreie Teile der Protoplasten von *Funaria hygrometrica* verbrauchen dagegen nach Klebs im Lichte wohl die anwesende Stärke, sind aber nicht fähig, Stärke zu bilden.

Gerassimoff[2]) beobachtete bei kernlosen Zellen noch eine eigentümliche Erscheinung, nämlich eine anfängliche Erhöhung des Turgors. Anfangs bogen sich bei den kernlosen Zellen die Seitenwände nach außen, während sie später, weil der Turgor minder wurde, als in den benachbarten Zellen, eingedrückt wurden.

Mit Hilfe seiner Methoden, nämlich Abkühlung und Einwirkung von Anaesthetica während der Karyokinese, erhielt Gerassimoff[3]) nicht nur kernlose Zellen und Zellen mit zwei Kernen oder einem großen Kern, sondern, was die Kerne anbetrifft, überdies noch allerlei andere Abnormitäten. Er verfügte nicht allein über Zellen mit einem Überfluß an Kernmasse in Gestalt eines großen oder zusammengesetzten Kernes oder von zwei oder mehreren Kernen, sondern auch über Zellen, die eine geringere Menge an Kernsubstanz enthielten, als normale Zellen in Gestalt eines oder mehrerer kleinen Kerne, und bei unvollkommener Querwandbildung verfügte er auch über kernlose Kammern. Gerassimoff[4]) betont die Bedeutung physiologischer Versuche mit Fäden, bei welchen die obenerwähnten Abweichungen vorkommen. Umfangreiche und mannigfaltige Experimente an solchen Fäden würden nach Gerassimoff[5]) ein reichhaltiges Material zur genaueren Aufklärung der Wechselbeziehungen zwischen dem Kern und den übrigen Bestandteilen der pflanzlichen Zelle liefern. Selbst hat er eine große Anzahl derartiger Experimente angestellt und sich mit der Lösung verschiedener Probleme beschäftigt.

Was die Lage der Zellkerne bei *Spirogyra* anbetrifft, so kam Gerassimoff[6]) zu dem Resultat, daß sie nach einer symmetrischen Anordnung streben, die durch zwei konstante Momente bestimmt wird, nämlich durch die Wechselwirkung zwischen dem Kern und den übrigen Bestandteilen der Zelle und durch die Wechselwirkung zwischen den Kernen. In den zwei- und dreikernigen Zellen lagern sich die Kerne gewöhnlich in die Medianebene in gleicher Entfernung voneinander und vom Zentrum. Deutlichkeitshalber bemerke ich, daß Gerassimoff unter Medianebene die Ebene versteht, welche die *Spirogyra*-Zelle in zwei gleiche zylinderförmige Teile teilt. In den zweikernigen Zellen bekommen die Kerne bisweilen eine Stelle in der Zellachse. In Einzelheiten studierte Gerassimoff[7]) den Einfluß des Kerns auf das Wachs-

---

[1]) Über den Einfluß des Kernes in der Zelle. (l. c. S. 167.)

[2]) Über den Einfluß des Kernes auf das Wachstum der Zelle. (l. c. S. 194 und 195.) Zur Physiol. der Zelle. (l. c. S. 7.)

[3]) Über die Lage und die Funktion des Zellkerns. (Bull. des Natur. de Moscou. 1899. Nr. 2 und 3. S. 222 ff.)

[4]) Über den Einfluß des Kernes auf das Wachstum der Zelle. (l. c. S. 190.)

[5]) l. c. S. 191.

[6]) Über die Lage und die Funktion des Zellkernes. (l. c. S. 256.)

[7]) Zur Physiologie der Zelle. (l. c. S. 14 u. 16.)

tum der Zelle. Er erhielt dabei einige merkwürdige Resultate. So fand er, daß bei günstigen Kulturbedingungen ein relativer Überfluß an Kernmasse zu einer Steigerung des allgemeinen Wachstums führen kann und daß um die Kerne herum das Wachstum der Membran nicht nur in der Längsrichtung, sondern auch in der Querrichtung stattfindet, so daß die Zellen dicker werden. Es zeigte sich, daß die kernlosen Kammern, welche unter dem Einfluß der Kerne in benachbarten Kammern standen, längere Zeit wachsen und energischer, als die kernlosen Zellen[1]). Auf Grund seiner Wahrnehmungen bei kernlosen Zellen und Zellen mit einem Überfluß an Kernmasse nimmt Gerassimoff[2]) an, daß die Dehnbarkeit der Zellwand unter dem Einfluß des Zellkerns steht.

Eine Frage, die mit der obenerwähnten zusammenhängt, betrifft die Abhängigkeit der Größe der Zelle von der Menge ihrer Kernmasse. Gerassimoff[3]) fand, daß die erste Kern- und Zellteilung in Zellen mit einem Überfluß an Kernmasse später stattfindet, als in Zellen gleichen Alters ohne Überfluß an Kernmasse, was zusammenhängt mit den größeren Dimensionen, welche die Zellen mit solchem Überfluß erhalten. Nach Gerassimoff[4]) findet die Vergrößerung der Kernmasse hauptsächlich während des Teilungsprozesses statt. Die Masse des Protoplasmas und der Chlorophyllbänder wächst stärker als die Kernmasse, und deswegen muß ein Moment eintreten, wo die Wirkung der Kerne für die vergrößerte Masse des Zellkörpers ungenügend geworden ist. Dieser Zustand der Zelle führt nach Gerassimoff wahrscheinlich zur Kern- und und Zellteilung. Während beim Überfluß an Kernmasse eine Verspätung der Teilung stattfindet, treten beim Mangel an Kernmasse die Teilungen früher auf[5]).

Gerassimoff[6]) erwähnt, daß der Kern auch einen Einfluß auf die Entwicklung der Chlorophyllbänder und auf die Chlorophyllbildung ausübt.

Der genannte Autor[7]) hat nachgewiesen, daß zweikernige Zellen fähig sind, durch Teilung Fäden hervorzubringen, welche aus ähnlichen Zellen zusammengesetzt sind. Dasselbe gilt für Zellen mit primär, d. h. zweifach, vergrößerten Kernen. Die Zellen dieser Fäden können selbst miteinander kopulieren und Zygoten bilden, welche zu Fäden auswachsen, die aus großkernigen Zellen bestehen[8]). Sekundär,

---

[1]) Über den Einfluß des Kerns auf das Wachstum der Zelle. (l. c. S. 216.)

[2]) Zur Physiologie der Zelle. S. 17.

[3]) Die Abhängigkeit der Größe der Zelle von der Menge ihrer Kernmasse. (Zeitschr. f. allg. Physiologie. Bd. 1. 1902. Heft 3. S. 253.) Zur Physiol. der Zelle. (l. c. S. 18.)

[4]) l. c. S. 255 und 256.

[5]) Zur Physiologie der Zelle. (l. c. S. 77.)

[6]) Über die Lage und die Funktion des Zellkerns. (l. c. S. 247.) Die Abhängigkeit der Größe der Zelle von der Menge ihrer Kernmasse. (l. c. S. 248.) Zur Physiol. d. Zelle. (l. c. S. 9.)

[7]) Über die Größe des Zellkerns. (Beihefte zum Bot. Centralblatt. Bd. XVIII. Abt. 1. Heft 1. 1904. S. 65.)

[8]) Über die Kopulation der zweikernigen Zellen bei *Spirogyra*. (Bull. de la Soc. Imp. des Nat. de Moscou. 1897. S. 484.) Über den Einfluß des Kerns auf das Wachstum der Zelle. (l. c. S. 205 ff.)

d. h. vierfach, vergrößerte Kerne zerfallen gewöhnlich in eine größere Zahl von Fragmenten. Kein einziges Mal gelang es Gerassimoff, Reihen von Zellen mit solchen Kernen zu erhalten. Zellen mit zwei Kernen halber Größe können sich durch Teilung vermehren; Zellen mit kleineren Kernen jedoch nicht. Sowohl eine übermäßige Vergrößerung, als auch eine übermäßige Verkleinerung der Kerne ruft krankhafte Zustände der Zellen hervor und führt zu ihrem Untergang. In einigen Fällen sah Gerassimoff[1]) bisweilen zwei oder selbst drei Querwände entstehen, was eine simultane Teilung in drei oder vier Tochterzellen zur Folge hatte.

Wie oben schon erwähnt, gelang es auch mir, bei *Spirogyra* kernlose Zellen und Zellen mit allerlei abnormalen Kernen zu erhalten, als ich die Fäden einen oder mehrere Tage in einer Chloralhydratlösung von $^1/_{10}$ oder $^1/_{20}$ % verweilen ließ und dann wieder in Grabenwasser brachte. Beim Studium dieser Abnormalitäten kam ich[2]) zu dem Resultat, daß in sehr abnormen Zellen nur ein paar Teilungen stattfinden können. Solche Zellen sterben gewöhnlich nach dem zweiten Teilungsprozeß. Andere weniger abnormale Zellen bringen auch Zellen hervor, die ein normales Ansehen haben und unter günstigen Kulturbedingungen sich vermehren können. Fäden, die ausschließlich aus sehr abnormen Zellen bestehen, gehen zugrunde, während aus anderen Fäden die Abnormitäten allmählich verschwinden. Nie gelang es mir, Teilungen wahrzunehmen in Zellen, die keine Kerne mit normalen Nukleolen enthielten, d. h. Nukleolen mit deutlich entwickelten Nukleolusfäden.

Wie sich's mir gezeigt hat, kommen ähnliche Abweichungen, wie ich sie mittelst Chloralhydratlösungen hervorrufen konnte, bisweilen auch in der Natur vor; selbst fand ich ganze Fäden, welche ausschließlich aus zwei- und dreikernigen Zellen zusammengesetzt waren[3]). Man braucht sich darüber nicht zu wundern, da eine zeitweilige Vernachlässigung der Kulturen schon genügt, verschiedene Abweichungen hervorzurufen. Auch darf man erwarten, daß man in der Natur selten abnormale Zellen antreffen wird, da solche Zellen meistens keine Nachkommenschaft erzeugen können und zugrunde gehen. Zwei- und dreikernige Zellen und Zellen mit einem großen Kern machen jedoch in dieser Hinsicht eine Ausnahme.

Wie aus obigem hervorgeht, haben meine Untersuchungen viele Berührungspunkte mit denen von Gerassimoff, obgleich es der eigentliche Zweck meiner Versuche mit Chloralhydratlösungen war, die abnormalen Kernteilungsprozesse zu studieren.

Oft hat man bei fixiertem Material abnormale karyokinetische Zustände beobachtet, und man meinte dann, daß Amitosen vorlagen, aber selten hatte man die Gelegenheit, abnormale Kernteilungs-

---

[1]) Über die kernlosen Zellen bei einigen Konjugaten. (Bull. de la Soc. Imp. des Nat. de Moscou. 1892. Nr. 1. S. 122 u. 123.)

[2]) Über abnormale Kernteilung. (l. c. S. 218 ff.)

[3]) l. c. S. 235.

prozesse vom Anfang bis zum Ende beim lebenden Objekt zu verfolgen[1]). Gerassimoff[2]) hat bei *Spirogyra* beim Leben ein paar Mal Prozesse wahrgenommen, die er als Amitosen betrachtet hat, und Nathansohn[3]) meint, nachgewiesen zu haben, daß in Ätherlösungen von $^1/_2$ und 1 $^0/_0$ bei *Spirogyra* ausschließlich Amitosen stattfinden. Die verschiedenen abnormalen Kernteilungen, die ich bei *Spirogyra* mittelst Chloralhydratlösungen hervorrief, und auch die Kernteilungen in Ätherlösungen studierte ich am lebenden Objekt vom Anfang bis zum Ende und die dabei erhaltenen Resultate wurden durch Beobachtungen an fixiertem Material soviel wie möglich ergänzt. Auf Grund meiner Beobachtungen kam ich[4]) zum Schluß, daß keine genügenden Gründe vorlagen, um zwei Arten der Kernteilung, die Mitose und die Amitose, anzunehmen und daß, wo man gemeint hatte, Amitosen zu untersuchen, man sehr wahrscheinlich nur Produkte abnormaler und und unvollkommener Karyokinesen untersucht hatte.

Gerassimoff[5]) hat die Einwendungen, welche ich gegen seine Ansicht, daß einige von ihm beobachtete Prozesse als Amitosen zu betrachten wären, gemacht habe, einer Kritik unterworfen, deren Konklusion also lautet: „Da ich meine Beobachtungen ausschließlich an lebendigen Kernen machte, ohne bei ihrer Erforschung zur Hilfe der Reagentien zu greifen, so kann ich die Angaben von van Wisselingh weder bestätigen noch verneinen.“ Dieses ist also in Übereinstimmung mit meiner Behauptung, daß der Beweis, daß die fraglichen Prozesse Amitosen sind, nicht geliefert ist.

Daß in Ätherlösungen keine Amitosen, sondern nur Karyokinesen stattfinden, davon kann man sich am lebenden Material leicht überzeugen, wenn man sich die Mühe gibt, die Prozesse vom Anfang bis zum Ende zu beobachten. Ich[6]) habe gezeigt, daß die Untersuchung Nathansohn's unvollständig war und daß er demzufolge zu einem unrichtigen Schluß gekommen ist. Nathansohn[7]) gibt solches aber nicht zu; sogleich nach der Veröffentlichung meiner Abhandlung über abnormale Karyokinese hat er zu verstehen gegeben, daß er meinen Untersuchungen keinen Wert beilegt, ohne aber stichhaltige Gründe dafür anzuführen. Er bleibt bei seiner Meinung, daß er den unumstößlichen Beweis für das Vorkommen von Amitosen geliefert hat.

Von den vielen Einzelheiten, welche beim Studieren der abnormalen Karyokinese ans Licht kamen, erwähne ich[8]) nur, daß die primären karyokinetischen Prozesse, welche nach dem Ver-

---

[1]) van Wisselingh, l. c. S. 201 ff.

[2]) Über die kernlosen Zellen bei einigen Konjugaten. (l. c. S. 114.) Über die Lage und die Funktion des Zellkerns. (l. c. S. 232 u. 238.)

[3]) Physiologische Untersuchungen über amitotische Kernteilung. (Jahrb. für wiss. Bot. Bd. 35. 1900. Heft 1. S. 48.)

[4]) l. c. S. 240.

[5]) Über die Größe des Zellkerns. (l. c. S. 48.)

[6]) l. c. S. 236 ff.

[7]) Bot. Zeitung. 1904. Nr. 2. S. 17.

[8]) l. c. S. 219, 220, 225, 226 und 234.

weilen in der Chloralhydratlösung auftraten, bisweilen zu einer primären Vergrößerung der Kerne führten und die sekundären Prozesse zu einer sekundären Vergrößerung, und daß die Chromosomenzahl während der Karyokinese bei den primär vergrößerten Kernen das Doppelte und bei den sekundär vergrößerten das Vierfache der normalen Zahl war.

Das Mitgeteilte genügt, um zu beweisen, daß die Untersuchung von Zellen, welche bei abnormalen Kernteilungsprozessen entstehen, wie von kernlosen Zellen, zweikernigen Zellen, Zellen mit primär vergrößerten Kernen usw., zur Lösung vieler bedeutender Probleme beitragen kann. Wie oben erwähnt, sind die Methoden, welche die Untersucher angewandt haben, verschieden. Die von Gerassimoff[1]) angewendete Abkühlungsmethode hat über der plasmolytischen Methode den Vorteil, daß die Fäden in einem normalen Medium kultiviert werden können. Nach Gerassimoff muß man physische und mechanische Einwirkungen den chemischen vorziehen, weil bei den letzteren die Menge des in die Zelle eingeführten Stoffes und die Dauer seiner Wirkung in derselben nicht genau bestimmt werden können. Der Abkühlung muß man deshalb über der Einwirkung von Anästhetica den Vorzug geben. Doch schreibt Gerassimoff[2]) beiden einen nachteiligen Einfluß zu, besonders wenn die Einwirkung stark und lange dauernd ist. Über die mechanische Einwirkung äußert Gerassimoff[3]) sich folgendermaßen: „Eine ideale Weise des Erhaltens kernloser Zellen wäre eine solche, bei welcher es möglich wäre, ohne die Bildung der Querscheidewand zu stören, mit Sicherheit eine mehr oder weniger bedeutende Verrückung des sich teilenden Kerns nach der Seite einer der schon angedeuteten Tochterzellen zu erreichen." Soviel ich weiß, hat man bis jetzt noch keine Versuche angestellt mit dem Zweck, auf mechanischem Wege kernlose Zellen zu erhalten. Zwar studierten einige Untersucher, Mottier, Andrews und Miehe, bei verschiedenen Pflanzen den Einfluß des Zentrifugierens auf die Zellen, doch sie beabsichtigten nicht den Zweck, kernlose Zellen zu erhalten und ihre Versuche führten auch nicht zur Bildung solcher Zellen. Weil ihre Publikationen einige Berührungspunkte mit der vorliegenden Abhandlung haben, so werde ich ihre wichtigsten Beobachtungen kurz erwähnen.

Es gelang D. M. Mottier[4]), bei *Cladophora, Spirogyra,* den Staubfadenhaaren von *Tradescantia* und anderen Objekten verschiedene Verschiebungen im Zellinnern hervorzurufen, die im allgemeinen darin bestanden, daß die Hauptmasse des Inhalts nach der der Achse der Zentrifuge abgewandten Seite geschleudert wurde. So wurden z. B. bei *Cladophora* die Kerne und Chromatophoren in das eine Ende der Zelle getrieben, falls die Kraft parallel der Längenachse

[1]) Über den Einfluß des Kerns auf das Wachstum der Zelle. (l. c. S. 188 u. 190.)

[2]) Über die Größe des Zellkerns. (l. c. S. 60.)

[3]) Über den Einfluß des Kerns auf das Wachstum der Zelle. (l. c. S. 188.)

[4]) The effect of centrifugal force upon the cells. (Ann. of Bot. 13. S. 325—360.)

der Zelle wirkte; wirkte sie senkrecht dazu, so sammelte sich der Inhalt an einer Seite der Längswand an. Die Hautschicht des Plasmas bei den verschiedenen untersuchten Objekten, sowie die Plasmalamellen bei *Cladophora* behielten ihre ursprüngliche Lage. Bemerkenswert ist auch die Beobachtung, daß unvollendete Querwände durch das Zentrifugieren die Fähigkeit, sich weiter zu entwickeln, einbüßten. Sie blieben dauernd unvollständig und es wurden also keine kernlosen Zellen gebildet. Nach dem Zentrifugieren trat wieder allmähliche Rückkehr zur ursprünglichen Lagerung ein. Ehe solches stattgefunden hatte, teilten bisweilen die Zellen sich. Dabei entstanden Tochterzellen ungleicher Größe und fand eine ungleiche Verteilung der Chromatophoren statt. In Wurzelspitzen wurden durch das Zentrifugieren die Nukleolen bisweilen aus den Kernen heraus ins Plasma geschleudert.

F. M. Andrews[1]) stellte, wie Mottier, auch bei verschiedenen Objekten Zentrifugalversuche an und erhielt dabei ähnliche Resultate. So konnte er z. B. aus Siebröhren und Milchsaftbehältern den Inhalt ziemlich vollständig herausschleudern.

H. Miehe[2]) hat bei Untersuchungen über Polarität das Zentrifugieren angewendet. Auf diese Weise gelang es ihm, die polare Anordnung der Anlagen der Spaltöffnungsmutterzellen in den Epidermiszellen an dem der Blattspitze zugewandten Ende umzukehren. Die Kern- und Zellteilung, welche die Bildung der Spaltöffnungsmutterzellen veranlaßte, fand dann am basalen Ende der Epidermiszellen statt.

Bei der Scheitelzelle von *Scoparia* gelang es Miehe[3]), indem er zentrifugierte, die eigentümlichen Körnchen in das basale Zellende zu treiben. Bei der darauf einsetzenden Zellteilung bildete sich eine vollkommene Querwand, welche eine helle, mit durchsichtigen Plasmaschaum gefüllte Scheitelzelle von einer undurchsichtigen, mit dem körnigen Stoff vollgepfropften Basalzelle trennte. Die beiden Zellen zeigten in ihrem weiteren Verhalten jedoch nichts Besonderes. Die Scheitelzelle wuchs normal weiter und erhielt allmählich wieder Körnchen. Der Versuch hatte also keinen Einfluß auf die Polarität der Scheitelzelle.

Wie aus obigem hervorgeht, sahen die drei genannten Autoren keine kernlose Zellen entstehen. Im Gegensatz mit ihren Resultaten, ist es mir jetzt, indem ich die *Spyrogyra*-Fäden zentrifugierte, also auf mechanischem Wege, gelungen, solche Zellen zu erhalten, nebst allerlei andern abnormalen Zellen. Es ist der Zweck der vorliegenden Abhandlung, die Resultate solcher Versuche zu beschreiben.

---

[1]) Die Wirkung der Zentrifugalkraft auf Pflanzen. (Jahrb. für wiss. Bot. Bd. 38. 1902. S. 1—40.)

[2]) Über Wanderungen des pflanzlichen Zellkerns. (Flora. Bd. 88. 1901. S. 105 ff.)

[3]) Wachstum, Regeneration und Polarität isolierter Zellen. (Berichte der deutschen botan. Gesellsch. Bd. XXIII. 1905. S. 264.)

Methode.

In den folgenden Seiten werde ich die von mir befolgte Methode angeben, um bei *Spirogyra* durch mechanische Einwirkung Zellen zu bekommen, welche allerlei Abweichungen zeigen. Die mechanische Einwirkung wurde von mir mittelst einer Hand-Zentrifuge hervorgebracht. Die herumdrehenden Objekte befanden sich in einer Entfernung von 14 bis 14,5 cm von der Achse. Die Zahl der Drehungen konnte bis ungefähr 3000 in der Minute gesteigert werden. Wie bei anderen Methoden muß man über gesunde kräftig wachsende *Spirogyra*-Fäden verfügen, aber es ist nicht erforderlich, daß die Zellen im Moment der Einwirkung sich teilen, wie es bei den von Gerassimoff angewendeten Methoden der Fall ist.

Die zur Zentrifuge gehörigen Glasröhren sind unten abgerundet, ungefähr wie ein Reagensglas. Während des Zentrifugierens werden die Fädchen nach dem unteren Ende der Glasröhre getrieben, deren Achse eine senkrechte Stellung zu der Achse der Zentrifuge einnimmt. Die Zellen kommen in eine verschiedene Lage zu dieser Achse. Wenn die Zellenachse und die Achse der Glasröhre parallel sind oder zusammenfallen, so werden der Kern und die Chromatophoren gegen eine der Querwände getrieben. Wenn die Zellenachse und die Achse der Zentrifuge in gleiche Richtung gestellt sind, so sammeln der Kern und die Chromatophoren sich an einer Seite der Längswand an. Falls die Zellenachse einen schiefen Stand bekommt, so bilden der Kern und die Chromatophoren eine zusammengeballte Masse zwischen der Querwand und der Längswand.

Wenn die Zellen in Teilung begriffen sind und das Diaphragma sich schon mehr oder weniger entwickelt hat, so werden die Kernfigur und die Chlorophyllbänder, falls nämlich die Achse der Zelle und die der Glasröhre zusammenfallen oder parallel sind, oft vollständig durch die Öffnung getrieben. Solches kann selbst noch stattfinden, wenn die Öffnung schon ziemlich klein geworden ist. Bei schiefem Stande der Achse der sich teilenden Zelle findet man einen Teil der Chlorophyllbänder gegen das sich bildende Diaphragma gedrückt.

Auf die oben erwähnte Weise erhält man bald allerlei Zustände. Wenn man aber verschiedene Zustände ausschließen und die Aussicht auf das Erhalten chromatophorenfreier Zellen vergrößern will, so müssen die Zellen derartig aufgestellt werden, daß die Zellenachse und die Achse der Glasröhre ungefähr zusammenfallen. Für diesen Zweck verfertigte ich Glasröhrchen mit langen, eng zulaufenden Enden, in welche ich Stückchen von *Spirogyra*-Fäden hineinsenken ließ. Derartige Glasröhrchen zeigten sich sehr geeignet. Die Chlorophyllbänder und die Kernfigur wurden immer gegen die Querwand getrieben, welche der Spitze des Röhrchens am nächsten war.

Wie ich schon erwähnt habe, zieht Gerassimoff[1]) physische und mechanische Einwirkungen den chemischen vor, und er gibt deshalb der Abkühlung den Vorzug vor der Einwirkung von Anä-

---

[1]) Über den Einfluß des Kerns auf das Wachstum der Zelle. (l. c. S. 188.)

sthetica. Doch bemerkte er, daß auch die Abkühlung direkt einen nachteiligen Einfluß ausübte, zumal wenn sie stark war und lange dauerte. Die besten Erwartungen hatte Gerassimoff von einer mechanischen Einwirkung. Doch konnte ich konstatieren, daß auch diese oft einen nachteiligen Einfluß hatte. Einige Zellen, welche vor dem Zentrifugieren vollkommen gesund waren, überstanden den nachteiligen Einfluß nicht. In dieser Hinsicht ist also die neue Methode den andern gleichwertig. Dieser nachteilige Einfluß ist jedoch kein Hindernis, das Studium verschiedener physiologischer Probleme zu unternehmen. In einer andern Hinsicht aber hat die neue Methode vor den schon angewendeten einen großen Vorteil, weil man eine viel größere Verschiedenheit an Abweichungen erhält.

Das Zentrifugieren liefert nicht nur alle möglichen Abweichungen, die man bis jetzt bei den Kernen beobachtet hat, wie z. B. kernlose Zellen, zweikernige Zellen und Zellen mit großen Kernen, sondern auch viele andere Abweichungen, nämlich Zellen, welche weder Kerne noch Chlorophyllbänder besitzen, kernlose Zellen mit einer sehr kleinen Chromatophorenmasse, einkernige Zellen mit einer größeren und kleineren Chromatophorenmasse als die normale, und Zellen mit zwei Kernen und mit Kernen doppelter Größe, die doppelt soviel Chromatophoren enthalten als normale Zellen. Einzelne Male kommt es vor, daß eine Zelle mit einem Kern, aber ohne Chromatophoren, gebildet wird. Bei unvollkommener Querwandbildung bilden sich auch kernlose Kammern. Wie aus Obigem hervorgeht, erhält man verschiedene Zustände, die man mit Hilfe der Abkühlung und Einwirkung von Anästhetica nicht hat hervorbringen können und die man bis jetzt auch nie in der Natur beobachtet hat, wie z. B. die chromatophorenfreien Zellen.

Nach meiner Meinung kann ein ausgebreitetes Studium der biologischen Prozesse, welche sich in den obengenannten abnormalen Zellen abspielen, sehr viel beitragen zur Lösung und Aufklärung verschiedener physiologischer Probleme. Zu diesem Zweck müssen, wie Gerassimoff es schon bei verschiedenen abnormalen Zellen ausgeführt hat, eine sehr große Anzahl Beobachtungen und Messungen gemacht werden und deren Ergebnisse sorgfältig geordnet und verglichen werden.

Material.

Mit verschiedenen *Spirogyra*-Spezies habe ich Versuche angestellt. Die eine Art zeigte sich für die Untersuchung viel geeigneter als die andere. Bei einigen Arten genügt eine Drehung während einiger Minuten, um den Kern und alle Chlorophyllbänder nach einer Seite der Zelle zu treiben. Bei anderen war eine viel längere Drehung erforderlich und bisweilen mußte ich die Zahl der Drehungen soviel wie möglich steigern, um eine geringe Verrückung der Kernfigur zu erhalten. Ich kann nicht mit Bestimmtheit angeben, was die Ursache dieser Verschiedenheit ist.

Sehr geeignet für den angegebenen Zweck zeigte sich eine ziemlich dicke Art mit platten Kernen und hellgrünen Chlorophyll-

bändern, welche einigermaßen unregelmäßige Spiralen bildeten. Dieselbe wurde denn auch fast ausschließlich für die Untersuchung benutzt. Ich war nicht in der Lage, die Sporen zu untersuchen, weshalb ich nicht mit Bestimmtheit sagen kann, welche Art ich untersucht habe. Sie ist der früher von mir[1]) beschriebenen *Spirogyra triformis* sehr ähnlich und ist vielleicht wohl dieselbe, aber die Fäden waren etwas dünner, als die der früher untersuchten Art; die Fäden hatten nämlich eine Dicke von 100 bis 125 μ, während sie bei *Spirogyra triformis* eine Dicke von 105 bis 135 μ hatten. Von den in mehreren Handbüchern genannten Arten stimmt sie am meisten mit *Spirogyra jugalis* überein, aber sie ist dicker als diese Art, deren Fäden nach den verschiedenen Angaben eine Dicke von 75 bis 100 μ haben. Die Karyokinese der untersuchten Art verlief ohne Chromosomenbildung[2]).

Über den Einflusz des Zentrifugierens auf die Zellen.

Versuche mit in Teilung begriffenen Zellen.

Die ersten Versuche stellte ich mit Zellen an, in welchen die Karyokinese und die Bildung der Querscheidewand angefangen hatten.. Ich meinte, daß die karyokinetische Figur und möglichenfalls auch die Chromatophoren durch die Öffnung des Diaphragmas getrieben werden könnten, und hoffte, daß nach dem Zentrifugieren die Querwandbildung sich vollenden würde. Diese Hoffnung stand also im Widerspruch zu den Beobachtungen von Mottier, der gefunden hatte, daß die durch das Zentrifugieren in ihrer Entwicklung gestörten Querwände sich nicht weiter ausbildeten. Dem gegenüber steht aber der Befund Gerassimoff's, der feststellte, daß die Querwände, als er ihre Entwicklung durch Abkühlung oder Anästhetica störte, sich später vollständig ausbildeten. Weil also nach einer physischen oder chemischen Einwirkung die angelegten Querwände noch zur vollständigen Entwicklung kommen können, so meinte ich, daß solches auch nach einer mechanischen Einwirkung stattfinden könnte. Das Resultat meiner Versuche entsprach vollkommen der Erwartung. Wenn ich nach dem Zentrifugieren die Zellen untersuchte, sah ich, daß die Chlorophyllbänder mit der Kernfigur nach dem einen Ende der Zelle getrieben waren (Fig. 1). Die Kernfigur befand sich gewöhnlich in der Mitte der angehäuften Chlorophyllbänder und war demzufolge bisweilen nicht zu unterscheiden. Überall konnte ich an der Zellwand, deshalb auch in der kernlosen Hälfte der Zelle und an der neuen Querwand, ein dünnes Plasmaschichtchen beobachten (Figur 1, *b*). Mit Interesse erwartete ich jetzt, was in den Zellen stattfinden würde und insbesondere war meine Aufmerksamkeit auf die unvollendete Querwand gerichtet, welche in der Mitte der Zelle besonders gut zu beobachten war, weil die

[1]) Über Kernteilung bei *Spirogyra*. Dritter Beitrag zur Kenntnis der Karyokinese. (Flora. Bd. 87. 1900. Heft 4. S. 356.)

[2]) van Wisselingh, Über den Nucleolus von *Spirogyra*. (Bot. Zeitung. 1898. Abt. 1. S. 203 u. 218 ff.)

Kernfigur und die Chlorophyllbänder, die sie unter normalen Umständen hätte durchschneiden müssen, entfernt waren. Es dauerte nicht lange, bis im Protoplasma eine lebhafte Bewegung zu beobachten war. Es strömte die Längswand entlang nach der Querwand und häufte sich an den innern Rand derselben an, wo es einen dicken Ring bildete, in welchem zahlreiche Mikrosomen in einer fortwährenden Bewegung waren (Fig 1,*p*). Man erhielt den Eindruck, daß sobald die Kraft, welche fast alles weggefegt hatte, aufgehört hatte zu wirken, ein kräftiger Versuch in der Zelle gemacht wurde, um die angefangene Arbeit, die Bildung der Querwand, zu vollenden. Mit Aufmerksamkeit beobachtete ich den Prozeß. Allmählich wurde die Öffnung in der Querwand kleiner und der Plasmaring enger. Zuletzt schmolz der Plasmaring zusammen zu einer im Durchschnitt ovalen oder runden Masse (Fig. 2,*p* und Fig. 3,*p*). Was in dieser Masse vorging, war wohl einigermaßen zu vermuten, aber nicht deutlich wahrzunehmen. Nach einiger Zeit erlitt die Masse eine Veränderung, welche anzeigte, daß die Querwandbildung aufgehört hatte. Es entstanden Plasmaströme in entgegengesetzter Richtung von der, in welcher ich die Ströme vor der Fortsetzung der Querwandbildung beobachtete. Zuletzt hatte sich alles Plasma bis auf ein dünnes Schichtchen von der Querwand entfernt (Fig. 4,*b*), während es an anderen Stellen in der Zelle kleine Ansammlungen bildete. Was in der Plasmamasse an der Querwand stattgefunden hatte, konnte jetzt gesehen werden. In der Mitte der Zelle befand sich die vollständig ausgebildete Querwand (Fig. 4,*q*), die nun keine ähnlichen Protoplasten trennte, sondern zwei, welche einen scharfen Kontrast bildeten, der eine mit zwei Kernen oder der ganzen Kernmasse und allen Chlorophyllbändern, der andere dieser wichtigen Organe beraubt, aber Interesse erregend wegen der Unbekanntheit seines weiteren Schicksals.

Daß die Querwand sich vollständig entwickelt hatte, geht aus verschiedenen Beobachtungen hervor. Infolge des ungleichen Turgors in den beiden Tochterzellen ist sie gewöhnlich gekrümmt. Bisweilen gelang es mir, die Nachbarzellen der kernlosen Zelle mit einer Nadel zu töten und letztere während einiger Zeit am Leben zu erhalten. Die Querwände derselben waren dann nach außen gekrümmt.

Während in der Mitte der Zelle die neue Querscheidewand ausgebildet wird, wird mitten in der Chromatophorenmasse (Fig. 1,*c*), welche sich am einen Ende der Zelle befindet, ein anderer wichtiger Prozeß vollendet, nämlich die Karyokinese. Der Kern durchläuft alle karyokinetischen Stadien und das Resultat des ganzen Prozesses ist, daß sich zwei Tochterkerne bilden, jeder mit seinem Nukleolus. Was am meisten die Aufmerksamkeit erregt, ist die schöne Entwicklung der Kernspindel (Fig. 1,*s*). Je nachdem diese sich entwickelt, weichen die Tochterkerne weiter auseinander. Während der eine Tochterkern in der Chromatophorenmasse mehr oder weniger versteckt bleibt, kommt der andere mit einem Teil der Spindel aus derselben zum Vorschein (Fig. 1,*k*). Wenn die Karyokinese vollendet ist, wird die Kernspindel wieder ins Cytoplasma aufge-

nommen und der aus der Chromatophorenmasse hervorragende Tochterkern geht wieder nach derselben zurück.

Das oben erwähnte Verhalten der Kernspindel beweist, daß dieser Körper während der Karyokinese eine gewisse Selbständigkeit besitzt. Obgleich sie von ihrer Stelle gerissen wird, fährt sie fort, sich kräftig zu entwickeln, während sie die um sie angehäuften Chlorophyllbänder auf die Seite drängt. Schon früher habe ich gesagt, daß nach meiner Meinung die Funktion der Kernspindel sehr wahrscheinlich darin besteht, daß sie das Auseinanderweichen der Kernplattenhälften und Tochterkerne befördert und regelt[1]). Die jetzt von mir mitgeteilten Beobachtungen bestätigen diese Hypothese. Die Kernspindel verhält sich wie ein elastischer Körper, der zuletzt aus einer Anzahl Plasmastränge zusammengesetzt ist, die durch die Spindelfasern, welche sie einschließen, bogenförmig gespannt sind und bei den Kernen zusammenkommen[2]). Durch die Entwicklung der Kernspindel weichen die Tochterkerne schnell auseinander. Das ist jetzt nach meiner Meinung hinreichend bewiesen, denn unmöglich kann das schnelle Auseinanderweichen der Tochterkerne mitten in der zusammengepackten Chromatophorenmasse einer andern Ursache zugeschrieben werden.

Wenn die Karyokinese abnormal verläuft und die Spindelbildung mangelhaft ist und demzufolge die Tochterkerne einander berühren, so weichen dieselben zuletzt zwar auch auseinander, aber solches geht dann sehr langsam[3]), im Gegensatz zu den Fällen, in welchen die Spindel sich normal und kräftig entwickelt und die Tochterkerne schnell auseinanderweichen.

Oben habe ich kurz angegeben, was man nach dem Zentrifugieren gewöhnlich in einer Zelle beobachtet, in welcher die Kern- und Zellteilung angefangen haben. Bisweilen weicht der Prozeß in der einen oder andern Hinsicht von der obigen Beschreibung ab; so können z. B. Teile der Chlorophyllbänder in dem kernlosen Teil der Zelle zurückbleiben, was die Bildung kernloser Zellen veranlaßt, die arm an Chlorophyllbändern sind und bisweilen nur ein oder ein paar kleine Stückchen derselben enthalten (Fig. 34 und Fig. 35).

Auf eine sehr eigentümliche Weise sah ich bisweilen chromatophorenfreie Zellen mit einem Kern entstehen. Wie ich oben erwähnt habe, ragte gewöhnlich während der Karyokinese aus der Chromatophorenmasse, welche an einer der Querwände lag, die Spindel mit einem der Tochterkerne hervor (Fig. 1, *s* und *k*). Bisweilen konnte ich beobachten, daß dieser Tochterkern (Fig. 7, *k* und Fig. 8, *k*) durch die Öffnung des Diaphragmas ging, das fortfuhr, sich zu entwickeln (Fig. 7, *q* und Fig. 8, *q*) und dabei den Rest der Spindel (Fig. 7, *s* und Fig. 8, *s*) durchschnitt, so daß eine chromatophorenfreie, kernhaltige Zelle entstand.

---

[1]) Unters. über *Spirogyra*. (Bot. Zeitung. 1902. S. 135.)

[2]) l. c. S. 130.

[3]) van Wisselingh, Über abnormale Kernteilung. (Bot. Zeitung. 1903. S. 219, 237 u. 239.)

Teilungen, welche bald nach dem Zentrifugieren auftreten.

Es zeigte sich bald, daß es durchaus nicht erforderlich war, daß ich bei meinen Versuchen von sich teilenden Zellen ausging, um kernlose und chromatophorenfreie Zellen zu erhalten. Am Abend des 11. Juni 1905 machte ich einen Versuch mit einem Fadenstück, in dem drei sich teilende Zellen vorkamen. In einer dieser Zellen hatte die Querwandbildung gerade angefangen; in den beiden andern Zellen waren schon gut entwickelte Kernspindeln sichtbar. In den übrigen Zellen war nichts wahrzunehmen, was auf eine künftige Teilung hinwies. Als ich am folgenden Morgen das Fädchen wieder untersuchte, zählte ich 7 kernlose Zellen ohne Chlorophyllbänder oder mit nur Stückchen derselben. Über Nacht hatten sich also noch vier andere Zellen geteilt. Das Zentrifugieren hatte also bei diesen vier Zellen ein baldiges Auftreten der Karyokinese und der Querscheidewandbildung nicht verhindert. Bei späteren Versuchen, auch mit Fädchen ohne Karyokinesen, wurden mehrmals ähnliche Resultate erhalten. Kernlose und sogar chromatophorenfreie Zellen kann man deshalb auch bekommen, wenn das Zentrifugieren kurz vor der Kern- und Zellteilung stattfindet.

In diesem Fall fängt die Bildung der Querscheidewand mit einer überflüssigen Ansammlung von Plasma und Mikrosomen an der Längswand an. Die Erscheinungen, welche während ihrer weiteren Entwicklung auftreten, stimmen mit den oben beschriebenen überein. Während des zentripetalen Wachstums der Querwand bildet nämlich das Plasma am inneren Rande einen dicken Ring, der zu einer ellipsoidischen Masse zusammenfließt.

Über Eigentümlichkeiten, welche man bei der Querwandbildung beobachtet.

Bei genauer Beobachtung der neu gebildeten Querwände, sowohl der in ihrer Entwicklung gestörten als auch der nach dem Zentrifugieren entstandenen, zeigte es sich, daß sie den normalen Querwänden nicht vollkommen ähnlich waren. Sie zeigten nämlich eine Eigentümlichkeit, die ich nie bei normalen angetroffen hatte. Wenn ich Gelegenheit hatte, sie mehr oder weniger von der Seite zu sehen, so konnte ich in einiger Entfernung von der Längswand an denselben einen Ring wahrnehmen (Fig. 5, *r* und Fig. 6, *r*). Dieser Ring hatte eine sehr verschiedene Weite. Es schien aber, daß er nie fehlte. Er bestand aus einer geringen lokalen Verdickung der Querwand (Fig. 4, *r*). Der innerhalb des Ringes gelegene Teil der Querwand (Fig. 4, *t*) war dünner als der Teil, der sich außerhalb des Ringes befand. Bisweilen konnte ich wahrnehmen, daß der mittlere Teil der Querwand durch die Bewegungen des zurückströmenden Plasmas hin und her bewegt wurde (Fig. 49, *t*). Wenn die Querwand einem Turgorunterschied zufolge gebogen war, so war solches oft insbesondere mit dem mittleren Teil der Fall. Bei älteren Querwänden war der Unterschied der Dicke infolge des Dickewachstums weniger auffallend.

Zuerst meinte ich, daß der Ring die Stelle anwies, wo die Querwandbildung unterbrochen war. Als es bei der weiteren Untersuchung sich zeigte, daß auch die Querwände, welche nach dem Zentrifugieren entstanden waren, bei denen also von einer derartigen Unterbrechung nicht die Rede sein konnte, mit einem ähnlichen Ring ausgestattet waren, so mußte ich diese Hypothese fallen lassen. Darauf legte ich mir die Frage vor, ob die Entstehung des Ringes vielleicht mit dem Zusammenfließen des Protoplasmas, das sich am inneren Rande der sich bildenden Querwand befand, zu einer ellipsoidischen oder kugelförmigen Masse in Verbindung stehen könnte. Das veranlaßte mich, einige darauf bezügliche Beobachtungen zu machen.

Es zeigte sich, daß der Ring größer war, je nachdem das Zusammenfließen des Plasmas früher stattgefunden hatte. Er entstand bald nach dem Zusammenfließen, denn, wenn ich bei derselben Querwand die Entfernung des Ringes zur Längswand und unmittelbar nach dem Zusammenfließen des Plasmas die Entfernung des inneren Randes der noch in Entwicklung begriffenen Querwand zur Längswand bestimmte, so zeigte es sich immer, daß erstere nur wenig größer war.

Auch zeigte es sich, daß, je nachdem das Zentrifugieren früher eingetreten war, die Querwandbildung im Moment des Zusammenfließens weniger fortgeschritten war. In vier Fällen, in welchen nach dem Zentrifugieren der Anfang der Querwandbildung nur durch eine Plasmaansammlung an der Längswand angedeutet war, erhielt der Ring einen Diameter von 60 bis 76 μ; in andern Fällen war der Diameter kleiner, je nachdem die Entwicklung der Querwand vor dem Zentrifugieren mehr fortgeschritten war. In einigen Fällen waren die Ringe sehr klein (Fig. 6, *r*), z. B. 16 μ im Durchmesser; bisweilen zeigte die Querscheidewand in der Mitte nur eine kleine Verdickung.

Wenn die Querwandbildung schon einigermaßen fortgeschritten war, bildete nach dem Zentrifugieren das zusammenströmende Plasma nicht erst einen Ring (Fig. 1, *p*), sondern sogleich eine ellipsoidische oder kugelförmige Masse (Fig. 2, *p* und Fig. 3, *p*). In einem Faden, der 110 μ dick war, sah ich, daß das Plasma in zwei Zellen am inneren Rande des Diaphragmas, welches eine Breite von 20 und 26 μ hatte, einen Ring bildete. In einer anderen Zelle, in welcher die Entwicklung des Diaphragmas schon 30 μ fortgeschritten war, entstand eine ellipsoidische Plasmamasse und in noch einer anderen Zelle, in welcher der innere Rand des Diaphragmas schon 44 μ von der Längswand entfernt war, strömte es zu einer kugelförmigen Masse zusammen.

Es ist möglich, daß der innerhalb des Ringes sich befindende Teil der Querscheidewand mitten in der ellipsoidischen oder kugelförmigen Plasmamasse nicht allmählich von außen nach innen, sondern simultan gebildet wurde. Nähere Untersuchungen werden entscheiden müssen, ob diese Ansicht richtig ist.

Der Unterschied zwischen den oben beschriebenen und den normalen Querwänden steht wahrscheinlich in Verbindung mit den

verschiedenen Umständen, unter welchen das Wachstum stattfindet. Bei der Bildung normaler Querwände müssen die Chlorophyllbänder und die Spindel durchschnitten werden, während die Plasmaansammlung am inneren Rande der wachsenden Querwand nicht so bedeutend ist, als bei der Entwicklung der obenerwähnten abnormalen Querwände.

Die Dauer der abnormalen Querwandbildung betrug in einigen Fällen 8 bis 9 Stunden. Querwände, welche morgens um elf Uhr anfingen, sich zu bilden, waren abends um sieben Uhr vollendet. Bisweilen ist die Querwandentwicklung etwas ungleichmäßig, d. h. an der einen Seite der Zelle etwas mehr fortgeschritten als an der gegenübergestellten.

Über die Querwandbildung habe ich schließlich noch Folgendes zu bemerken: Bisweilen beobachtete ich, daß das Protoplasma schon anfing zurückzufließen, als die Querwand noch nicht vollkommen entwickelt war, was zur Folge hatte, daß sie unvollendet blieb und statt einer kernlosen Zelle eine kernlose Kammer entstand. Nicht selten sah ich senkrecht zur Querwand, wo sich der Ring befand, an beiden Seiten Auswüchse entstehen; bisweilen bildeten sich auch solche Auswüchse in der Mitte auf der Querwand.

Die Plasmamasse am inneren Rande der sich bildenden Querwand war nicht immer glatt (Fig. 1, *p*, Fig. 2, *p* und Fig. 3, *p*). Bisweilen konnte ich beobachten, daß sie, während sie in lebhafter Bewegung war, fortwährend pseudopodienähnliche Fortsätze hinausschickte (Fig. 9, *p*).

Teilungen, welche auftreten, während der Kern und die Chromatophoren ihre ursprüngliche Lage einzunehmen suchen.

Als ich nach dem Zentrifugieren beobachtete, was in den Zellen stattfand, so bemerkte ich schon den Tag darauf, daß sich ein allgemeines Streben äußerte, die gestörte Ordnung wieder herzustellen. Die Chlorophyllbänder versuchten, sich wieder die Längenwand entlang durch die Zelle zu verbreiten, während der Kern wieder seine zentrale Lage einzunehmen suchte. In den schon gebildeten zweikernigen Zellen strebten die Kerne, eine Stelle einander gegenüber in der Medianebene zu bekommen. Während die Chlorophyllbänder und die Kerne sich allmählich versetzten, fand nach einem oder mehreren Tagen wieder Karyokinese und Querwandbildung statt. Dabei traten wieder sehr eigentümliche Erscheinungen auf, welche die Bildung sehr verschiedener Zellen veranlaßten. Es war deutlich zu sehen, daß in den Protoplasten ein Streben herrschte nach einer harmonischen Zusammenwirkung der beiden Prozesse, die durch das Zentrifugieren getrennt waren, nämlich die Karyokinese und die Zellteilung. Das Zentrifugieren hatte verursacht, daß die Karyokinese in dem einen Ende der Zelle stattfand, wo der Kern und die Chlorophyllbänder sich befanden, während die Zellteilung an der ursprünglichen Stelle stattfand. Wie ich schon oben bemerkte, trachtete alles, wieder seine frühere Stelle und dazu auch seine ursprüngliche Stellung

zu erhalten. Ich konnte feststellen, daß der Kern, der keine bestimmte Stellung mehr hatte, so daß bei einer eventuellen Karyokinese die Spindel wahrscheinlich eine schiefe Stellung erhalten würde (Fig. 1, *s*), allmählich in die Achse der Zelle gelangte und auch wieder eine normale Stellung bekam. Wenn dann Karyokinese stattfand, so fielen die Achse der Spindel und die Zellachse wieder zusammen. Der Kern befand sich dann aber noch nicht in der Mitte der Zellachse; bisweilen war er noch weit vom Zentrum entfernt. Wenn ich unter solchen Umständen Kern- und Zellteilung auftreten sah, so konnte ich feststellen, wie es sich unten zeigen wird, daß der Kern wieder Einfluß ausgeübt hatte auf die Stelle, wo die Querwandbildung auftrat.

Wie erwähnt, wurden nach dem Zentrifugieren die unvollendeten Querwände, welche sich an der normalen Stelle, also in der Medianebene, befanden, vollendet (Fig. 1, *q*); die ersten ganz neuen Querwände nahmen auch diese Stelle ein. Unmittelbar nach dem Zentrifugieren war also augenscheinlich der Einfluß des Kerns aufgehoben; später aber beherrschte der Kern wieder offenbar die Stelle, welche die Querscheidewand einnehmen würde. Die Bildung der Querwand fand dann nicht in der Medianebene statt, sondern in einer Ebene, welche der Medianebene parallel war und in welcher sich der Kern befand (Fig. 10, *q*). Die Kern- und Zellteilungen verliefen oft auf ganz normale Weise; die Chromatophoren und die Kernspindel wurden dann durch die Querwand durchschnitten, welche normal ausgebildet war; das Resultat des Kern- und Zellteilungsprozesses waren zwei Schwesterzellen verschiedener Größe, jede mit einem Kern und Chromatophoren. Beide Zellen erhielten ungefähr gleichviel der Chromatophorenmasse oder die kleinere erhielt etwas mehr oder bedeutend mehr als die größere. Die Länge der kleinen Zelle war bisweilen sehr gering.

Oben habe ich erwähnt, wie die Querwandbildung unmittelbar oder kurz nach dem Zentrifugieren vor sich geht; auch habe ich erwähnt, wie sie später verläuft, wenn der Kern augenscheinlich wieder die Stelle des Prozesses ganz beherrscht. Diese beiden Fälle sind durch Übergänge miteinander verbunden. Es kommt nämlich vor, daß an zwei Stellen in der Zelle Querwände angelegt werden, eine in der Mitte der Zelle und eine dem Kern gegenüber (Fig. 11, *q* und *q*). Die Entwicklung dieser Querwände ist gewöhnlich oder wohl immer unvollständig. Die Anlage ist oft vom Anfang an schon unvollkommen, d. h. sie läuft nicht der Längswand entlang ganz herum, sondern sie bildet nur einen Teil eines Ringes.

Wenn der Kern wieder die normale zentrale Stelle eingenommen hat, kommt gewöhnlich eine normale Querwand in der Medianebene zur Entwicklung. Falls die Chlorophyllbänder sich dann noch nicht in der Zelle verbreitet haben, entstehen zwei einkernige Tochterzellen mit einer verschieden großen Chromatophorenmasse. Es kann vorkommen, daß die eine Tochterzelle nur ein einziges oder ein paar Stückchen Chlorophyllband bekommt.

Wie oben erwähnt, bildet sich gewöhnlich, wenn das Zentrifugieren während der Karyokinese stattfindet, oder kurz vorher, eine gut entwickelte Spindel (Fig. 1, *s*) und es entstehen zwei Tochterkerne, welche in der einen Tochterzelle eine Stelle einnehmen, während die andere Tochterzelle kernlos ist. Bei später auftretenden Karyokinesen kommt es aber oft vor, daß der Kern sich nicht in zwei Tochterkerne teilt. Man erhält dann z. B. eine Zelle mit einem großen Kern nebst einer kernlosen.

Abweichungen, welche man einige Wochen nach dem Zentrifugieren beobachtet.

Weil die Zentrifugalmethode zu vielerlei bis jetzt noch unbekannten Abweichungen führt und mit der Abkühlung den Vorteil gemein hat, daß keine fremden chemischen Körper in die Kulturen gelangen, so entschloß ich mich, das Verhalten der verschiedenen Abweichungen während der weiteren Kultur in Grabenwasser zu studieren.

Wenn man *Spirogyra*-Fäden einige Wochen nach dem Zentrifugieren untersucht, so beobachtet man eine noch viel größere Verschiedenheit an Abweichungen, als in den ersten Tagen nach dem Zentrifugieren. Verschiedene Zellen müssen also während ihrer weiteren Entwickelung und Vermehrung wieder neue Abnormalitäten hervorbringen. Einige Zellen haben eine so komplizierte Struktur (Fig. 14 und 15) und andere bilden solche eigentümliche Zellenreihen (Fig. 18), daß man oft durchaus nicht angeben kann, wie die Abnormalitäten entstanden sind. Unten werde ich mitteilen, was am meisten meine Aufmerksamkeit erregt hat.

Zuerst fallen die Reihen zweikerniger Zellen auf, bisweilen noch mit einer lebenden, kernlosen Zelle an einem Ende. Die Kerne befinden sich in der Medianebene einander gegenüber. Die Zahl der Zellen dieser Reihen ist größer, je nachdem nach dem Zentrifugieren mehr Zeit verstrichen ist. Nach acht Wochen fand ich bisweilen Reihen, welche aus mehr als 200 Zellen bestanden. Weiter bemerkt man, daß die Reihen zweikerniger Zellen mit Reihen ein- und dreikerniger abwechseln. So fand ich 41 Tage nach dem Zentrifugieren ein Fädchen, in welchem auf 110 zweikernige Zellen nacheinander 62 einkernige, 32 dreikernige und 68 zweikernige folgten. In den dreikernigen Zellen befinden die Kerne sich auch in der Medianebene, und zwar in gleicher Entfernung von der Mitte und von einander. Außer Reihen zwei- und dreikerniger Zellen kommen auch Reihen vor, deren Zellen jede mit einem großen Kern ausgestattet sind. An dem einen Ende einer solchen Reihe beobachtet man bisweilen noch eine kernlose Zelle. Die Fadenstücke, welche aus zwei- und dreikernigen Zellen und aus Zellen mit großen Kernen bestehen, sind oft dicker als die normalen Fäden. Bei dem oben erwähnten Fadenstück, das aus ein-, zwei- und dreikernigen Zellen zusammengesetzt war, hatten die einkernigen Zellen eine Dicke von 128 bis 136 μ, die zweikernigen von 128 bis 160 μ, und die dreikernigen von 196 bis

212 μ, während der normale Faden eine Dicke von 120 μ hatte. Die einkernigen Zellen dieses Fadenstückes waren also dicker als die normalen Zellen, obschon ihre Kerne nicht größer waren als normale Kerne. In andern Fäden hatten die zweikernigen Zellen eine Dicke von 160 bis 180 μ und die einkernigen mit großen Kernen von 144 bis 148 μ. Zellen mit einem Überfluß an Kernmasse sind nicht allein dicker, sondern auch länger als normale. In ein paar Fällen bestimmte ich ihre Länge und fand, daß diese im Durchschnitt 360 μ war, während die Länge der normalen Zellen, wenn sie sich teilten und deshalb ihre maximale Länge erreicht hatten, zwischen 160 und 320 μ wechselte.

Weiter erregen Zellen die Aufmerksamkeit, welche in der Medianebene eine unvollkommene Querwand mit einer zentralen Öffnung führen (Fig. 13, *q*). In dieser Öffnung befindet sich ein großer Kern, der gewöhnlich in die Länge gestreckt ist und einen oder zwei, bisweilen selbst drei oder vier Nukleolen enthält. Zellen mit einer Querwand mit zentraler Öffnung zeigen oft beiderseits eine Nachbarzelle, welche kernlos ist. Die mittlere Zelle hat dann gewöhnlich zwei Kerne, die meistens eine Stelle in der Zellachse einnehmen. Sie kann aber auch mehr Kerne enthalten. Es kommt bisweilen auch vor, daß in einer Zelle, welche sich zwischen zwei kernlosen Zellen befindet, überhaupt keine unvollkommene Querwand wahrnehmbar ist. Einigermaßen einen Kontrast mit unvollkommenen Querwänden bilden die Querwände, welche an ihren beiden Seiten unregelmäßige Auswüchse haben, welche sich bisweilen bis an die Kerne ausstrecken (Fig. 16, *z*).

Bemerkenswert sind auch die ungewöhnlich platten Zellen, von denen einige einen Kern haben, andere kernlos sind. Einen Kontrast mit diesen besonders kurzen Zellen bilden sehr lange Zellen, welche oft mehr als 1000 μ lang sind. Ich fand selbst Zellen, die eine Länge von mehr als 2000 μ bis 2800 μ hatten. Die Dicke dieser langen Zellen ist die normale. Sie enthalten meistens einen Kern, bisweilen zwei oder mehr. Der Kern hat oft eine sehr abnorme wabige Struktur und enthält dann keinen Nukleolus (Fig. 12). Die Zellwand ist in der Mitte der Zelle gewöhnlich etwas verdickt. Bisweilen befinden sich mehrere solche lange Zellen in einem Faden hintereinander.

Was weiter die Aufmerksamkeit auf sich zieht, sind große Zellen mit vier und mehr Kernen, bald mit unvollkommenen Querwänden, bald ohne solche, bald bedeutend dicker als normale Zellen, bald von gewöhnlicher Dicke (Fig. 14 und Fig. 15). Ich fand Zellen mit acht und zwölf Kernen und mit fünf und sechs unvollkommenen Querwänden. Bei einigen dickeren Zellen waren diese unvollkommenen Querwände nicht flach ausgebreitet, sondern einigermaßen gebogen wie eine Wendeltreppe. Bisweilen fand ich selbst Zellen, in welchen eine oder zwei spiralförmig herumlaufende, unvollkommene Querwände nebeneinander vorkamen.

Die Kerne, welche man mittelst der Zentrifugalmethode erhält, sind meist von einfacher, selten von zusammengesetzter oder unregelmäßiger Gestalt. Die Nukleolen haben gewöhnlich ein nor-

males Aussehen. Große Kerne, wie man sie in den einkernigen Zellen dickerer Fäden findet, enthalten einen, zwei, drei oder vier Nukleolen, also höchstens doppelt soviel als die normalen Kerne[1]). Dann und wann trifft man Kerne an, die anstatt normaler Nukleolen einige abnormale Körperchen enthalten[2]). In den obenerwähnten vielkernigen Zellen kommen gewöhnlich auch ein oder mehrere derartige Kerne vor (Fig. 14, *a* und Fig. 15, *a*). Ein paar Mal fand ich zwei oder drei Zellen hintereinander, welche nebst einem oder zwei Kernen mit normalen Nukleolen einen Kern mit abnormalen Körperchen in sich hatten (Fig. 17, *a*). Infolge dieser Beobachtung stellte ich mir die Frage, ob solche Zellen aus einer ähnlichen Mutterzelle durch Teilung entstanden wären und ob die Kerne mit abnormalen Körperchen sich auch durch Teilung vermehren könnten.

Wie aus obigem hervorgeht, sind die später auftretenden Abweichungen, welche die Zellen zeigen, oft sehr kompliziert und ist es, wenn man ihre Entwicklung nicht studiert hat, oft unmöglich, anzugeben, wie sie entstanden sind. Um solches zu erklären und aufzufinden, welche abnormalen Zellen Nachkommenschaft würden erzeugen können, habe ich bei verschiedenen Fäden nach dem Zentrifugieren täglich während mehrerer Wochen beobachtet, was in den Zellen stattfand. Die Resultate, welche ich bei dieser Untersuchung erhielt, werde ich in den folgenden Seiten mitteilen.

Nachteilige Wirkung des Zentrifugierens.

In verschiedenen Fällen konnte ich feststellen, daß das Zentrifugieren einen sehr nachteiligen Einfluß auf die Zellen ausübte. An einigen Beispielen werde ich solches erläutern. Einige Zellen teilten sich überhaupt nicht mehr. Bei anderen blieben die Kern- und Zellteilung sehr lange aus. In mehreren Zellen trat sie erst nach 23 oder 25 Tagen auf; in andern Zellen nach 13, 15, 17 und 20 Tagen. Bisweilen teilten die Tochterzellen sich noch einmal, was gewöhnlich mit dem Auftreten von Abweichungen, wie unvollkommener Karyokinese und unvollkommener Querwandbildung, verbunden war. Die Zellen erhielten immer mehr ein kränkliches Aussehen und gingen nach einigen Wochen zu Grunde. Das lange Ausbleiben der Kern- und Zellteilung ist in den meisten Fällen mit einer eigentümlichen Erscheinung verbunden. Die Zellen wuchsen nämlich sehr lang aus, während ihre Dicke gewöhnlich normal blieb.

Bei nur einer der stark in die Länge ausgewachsenen Zellen konnte ich beobachten, daß ihre Entwicklung eine günstige Wendung nahm. Bei der ersten Teilung nach dem Zentrifugieren, welche 23 Tage ausblieb, bildeten sich zwei einkernige Zellen. Nach ein paar Tagen fanden in den Tochterzellen wieder Teilungen statt, welche Prozesse sich wiederholten. Vier Tage nach der ersten

[1]) van Wisselingh, Über abnormale Kernteilung. (Bot. Zeitung. 1903. S. 212 u. 228 ff.)
[2]) van Wisselingh, l. c. S. 213 u. 228 ff.

Teilung betrug die Zahl der entstandenen Zellen vier, sieben Tage später acht und noch fünf Tage später schon zwanzig.

In mehreren Fällen beobachtete ich, daß bei der ersten Kernteilung nach dem Zentrifugieren oder bei einer folgenden die Spindel sich sehr mangelhaft entwickelte. Demzufolge wichen die beiden zukünftigen Tochterkerne nicht auf die gewöhnliche Weise auseinander. Die Kerne erhielten dann meistens eine abnormale Gestalt (Fig. 19), während an der Querwand in der Mitte, und zwar an beiden Seiten, oft Auswüchse entstanden (Fig. 16, *r*). Solche Zellen teilten sich gewöhnlich nicht mehr, gingen aber nach einiger Zeit zu Grunde.

In einigen Fällen sah ich, daß der Kern bei der ersten Teilung, die ungefähr zwei Wochen nach dem Zentrifugieren auftrat, sich nicht in zwei Teile teilte, sondern in mehrere Fragmente zerfiel. In diesen Fällen waren die Tochterzellen nicht fähig, Nachkommenschaft zu erzeugen.

In mehreren Fällen konnte ich feststellen, daß die beiden Tochterzellen, die bei der ersten Teilung nach dem Zentrifugieren entstanden waren, sich auf verschiedene Weise verhielten, obschon anfänglich kein Unterschied zu bemerken war. Die eine Zelle zeigte bisweilen Krankheitserscheinungen und ging nach einiger Zeit zu Grunde, während die andere sich vermehrte und eine Zellreihe bildete. Die erste Teilung nach dem Zentrifugieren blieb in den fraglichen Fällen bisweilen länger als zwei Wochen aus.

Fälle, in welchen das Zentrifugieren nur eine Verspätung der Teilung verursacht.

Bei einigen Zellen scheint das Zentrifugieren keinen oder nur einen geringen nachteiligen Einfluß auszuüben. Sie erholen sich bald, fahren fort, sich zu vermehren und bilden Reihen einkerniger Zellen, die ein ganz normales Aussehen haben. Das einzige, was auf einen nachteiligen Einfluß deutet, ist, daß die erste Teilung, welche nach dem Zentrifugieren auftritt, bisweilen ziemlich lange ausbleibt. Ich fand, daß die erste Teilung 3, 7, 9, 11, 14 und 15 Tage nach dem Zentrifugieren auftrat. Man muß hierbei beachten, daß unter normalen Umständen die eine Zelle sich auch früher teilt als die andere; aber die letztgenannten Zahlen weisen doch auf eine Verspätung der Teilung hin. Wenn diese Erscheinung stattfindet, so folgen die späteren Teilungen schneller aufeinander, wie aus nachstehender Angabe hervorgeht, welche auf einige Zellen, die am Abend des 11. Juni dem Zentrifugieren unterworfen wurden, Beziehung hat. Die Datums geben so viel wie möglich die Zeitpunkte an, an welchen die Zahl der Zellen verdoppelt war.

1. Erste Teilung nach 15 Tagen; 26. Juni 2, 1. Juli 4, 6. Juli 8, 12. Juli 16 Zellen.
2. Erste Teilung nach 15 Tagen; 26. Juni 2, 1. Juli 4, 7. Juli 8, 11. Juli 12 Zellen.

3. Erste Teilung nach 9 Tagen; 20. Juni 2, 25. Juni 4, 30. Juni 8, 5. Juli 16, 8. Juli 23 Zellen.
4. Erste Teilung nach 9 Tagen; 20. Juni 2, 26. Juni 4, 1. Juli 8, 5. Juli 16, 7. Juli 28 Zellen.
5. Erste Teilung nach 9 Tagen; 20. Juni 2, 28. Juni 4, 4. Juli 8, 7. Juli 16, 14. Juli mehr als 80 Zellen.

Kernlose Zellen.

Nach dem Zentrifugieren bilden sich oft kernlose Zellen. Dieselben entstehen nicht nur, wenn das Zentrifugieren während der Karyokinese stattfindet, sondern auch bei Kern- und Zellteilungen, welche nach dem Zentrifugieren auftreten. Ich konnte solches 1, 2, 5, 7, 9 und 13 Tage nach dem Zentrifugieren beobachten.

Kernlose Zellen, welche keine Chlorophyllbänder besitzen oder nur ein oder ein paar Stückchen derselben enthalten, entstehen nur unmittelbar oder kurz nach dem Zentrifugieren. Wie die kernlosen Zellen, welche eine größere oder normale Chromatophorenmasse besitzen, können sie nur einige Wochen leben. Einige leben nur ein paar Wochen, andere einen Monat oder länger, doch selten mehr als zwei Monate.

Um beim Studium der kernlosen Zellen den Einfluß der benachbarten kernhaltigen Zellen auszuschließen, versuchte ich, die kernlosen zu isolieren, indem ich die kernhaltigen durch Verwundung tötete. Derartige Versuche sind sehr schwierig. Die Querwand, welche eine kernlose und eine kernhaltige Zelle trennt, ist unmittelbar nach ihrer Entstehung sehr dünn; besonders ist das mit dem mittleren Teil der Fall (Fig. 4, *t*). Bei der Verwundung der kernhaltigen Zelle reißt gewöhnlich auch die dünne Querwand, wodurch der Versuch mißlingt.

Um bessere Resultate zu erhalten, zentrifugierte ich Stücke von *Spirogyra*fäden zwei- bis dreimal mit Zwischenräumen von einigen Tagen, während ich dieselben derartig in die Glasröhrchen gestellt hatte, daß die Kraft bald in der einen, bald in der entgegengesetzten Richtung wirkte. Auf diese Weise erhielt ich Fäden, in welchen sich bisweilen zwei und selbst drei kernlose Zellen nacheinander befanden. In der Tat gelang es mir so, einige Male eine oder zwei kernlose Zellen zu isolieren. Diese Versuche setzte ich nicht lange fort, weil ich gezwungen war, meine Untersuchungen abzubrechen. Für die Kenntnis der kernlosen Zellen lieferten sie demzufolge keine brauchbaren Resultate.

Mehrkernige Zellen und Zellen mit großen Kernen.

Wie schon erwähnt, entsteht, wenn das Zentrifugieren während oder kurz vor der Karyokinese stattfindet, gewöhnlich neben einer kernlosen Zelle eine zweikernige, die eine doppelte Menge Chromatophoren oder einen großen Überfluß derselben enthält. Selten

bildet sich statt einer zweikernigen Zelle eine Zelle mit einem großen Kern. Wenn erst einige Tage nach dem Zentrifugieren eine kernlose Zelle entsteht, enthält die Schwesterzelle bisweilen zwei Kerne, aber gewöhnlich einen großen Kern. Die beiden Tochterzellen enthalten dann eine ungefähr gleich große Chromatophorenmasse. Bisweilen entstehen auch bei späteren Teilungen Zellen mit großen Kernen neben kernlosen, anstatt bei der ersten Teilung nach dem Zentrifugieren.

Die zweikernigen Zellen und die Zellen mit großen Kernen können sich vermehren und Fadenstücke bilden, die aus ähnlichen Zellen bestehen. Solches findet gewöhnlich statt, wenn sie unmittelbar oder kurz nach dem Zentrifugieren entstehen. Wenn die Zellteilung nach dem Zentrifugieren lange ausbleibt, und sie demzufolge später gebildet werden, so wachsen sie oft nicht zu Fäden aus. Bisweilen konnte ich dann keine Zellteilung mehr wahrnehmen. In anderen Fällen entstanden unvollkommener Kern- und Zellteilung zufolge abnormale Zellen oder die Zellteilung blieb lange aus und die Tochterzellen zeigten bald ein kränkliches Aussehen.

Über die Entwicklung der zweikernigen Zellen, welche unmittelbar oder kurz nach dem Zentrifugieren entstehen, zu Fadenstücken erwähne ich Folgendes: Einige teilen sich wiederholt, so daß sie nach einiger Zeit lange Fadenstücke gebildet haben. Von drei solchen Zellen, welche in der Nacht vom 11. zum 12. Juni nach einem Zentrifugalversuch am Abend des 11. Juni entstanden waren, hatte eine am 14. Juli 36 zweikernige Zellen gebildet und die beiden anderen am 20. Juli 234 und 280 Zellen, ungeachtet, daß einige Zellen aus unbekannten Ursachen gestorben waren, vielleicht infolge einer Verletzung.

Die Nachkommen sind nicht immer ausschließlich zweikernige Zellen. Es kann vorkommen, daß schon die erste zweikernige Zelle zwei ungleiche Tochterzellen hervorbringt. Die eine mit einem Kern und die andere mit drei Kernen. Diese Tochterzellen entwickeln sich dann zu Fadenstücken, die aus ein- und dreikernigen Zellen zusammengesetzt sind. Wenn bei einer späteren Teilung eine ähnliche ungleiche Verteilung der vier Tochterkerne stattfindet, so bilden die Nachkommen der ersten zweikernigen Zelle Fadenstücke, die aus ein-, zwei- und dreikernigen Zellen bestehen.

Ein in der Nacht vom 11. zum 12. Juni entstandene zweikernige Zelle hatte den 1. Juli ein Fadenstück gebildet, das aus acht Zellen zusammengesetzt war, vier zweikernigen, einer einkernigen, einer dreikernigen und noch zwei zweikernigen. Den 4. Juli hatte die einkernige Zelle sich wieder geteilt, während die zweikernigen Zellen, von denen die meisten älter waren als die einkernige, sich erst den 5. Juli teilten und die dreikernige Zelle noch später. Den 7. Juli befanden sich in dem Fadenstück vier einkernige und zwei dreikernige Zellen, den 9. Juli acht ein- und vier dreikernige, den 14. Juli 19 und 10 und den 20. Juli 62 und 32. Dieses Resultat ist in Übereinstimmung mit den Resultaten

Gerassimoff's[1]), der gefunden hat, daß ein Überfluß an Kernmasse eine Verspätung der erstfolgenden Teilung verursacht. Dieser Verspätung zufolge wird die Zahl der einkernigen Zellen doppelt so groß, als die Zahl der dreikernigen und weil in beiden die späteren Teilungen einander ungefähr gleich schnell folgen, so bleibt dieses Verhältnis beibehalten.

Es kommen jedoch auch Fälle vor, in welchen sich das Verhältnis fortwährend modifiziert, wie folgendes Beispiel anzeigt: Nach einem Zentrifugalversuch am Abend des 11. Juni fand ich am folgenden Morgen neben einer kernlosen Zelle mit einer sehr geringen Chromatophorenmasse eine Zelle mit fast der ganzen Chromatophorenmasse und der ganzen Kernmasse der Mutterzelle. Ich konnte nicht beobachten, ob die Karyokinese zu einem großen, oder zu zwei Kernen geführt hatte. Den 18. Juni hatte die letztere Zelle sich geteilt. Sie hatte dabei eine zweikernige und eine einkernige Zelle hervorgebracht. Bei der Karyokinese hatte der große Kern sich in drei Kerne geteilt, oder einer der zwei anwesenden Kerne hatte sich nicht geteilt. Beide Fälle sind möglich. Sowohl die zweikernige, als auch die einkernige vermehrten sich und lieferten Reihen ähnlicher Zellen, nämlich zweikerniger und einkerniger. In den einkernigen folgten die Teilungen einander schneller als in den zweikernigen. Den 18., 24., 28. Juni, 4., 6., 9., 11., 12. und 15. Juli betrugen die respektiven Zahlen der zwei- und einkernigen Zellen 1 und 1, 1 und 2, 2 und 4, 2 und 8, 4 und 16, 5 und 21, 7 und 32, 7 und 37, 14 und mehr als 70. Die Zahl der einkernigen wurde anfangs doppelt so groß als die Zahl der zweikernigen, und beim Abbrechen des Versuchs war sie schon das Fünffache.

In einer anderen Zelle mit doppelter Kern- und Chromatophorenmasse war die erste Teilung mit der Bildung großer Auswüchse an der Querwand verbunden. Dieselben befanden sich an ihren beiden Seiten und waren in der Mitte befestigt. Die beiden Tochterzellen teilten sich, was mit einer Verwachsung der neuen Querwände mit den Auswüchsen verbunden war. Demzufolge erstreckte sich ein Zellstoffstrang mitten durch die zwei mittleren der vier neugebildeten Zellen. Die beiden mittleren Zellen teilten sich nicht mehr und gingen nach einigen Wochen zu Grunde, während die beiden anderen fortfuhren sich zu vermehren (Fig. 18).

Über unvollständige Querwandbildung und gleichzeitige Bildung von zwei Querwänden.

Die Querwand kommt bei der ersten Kernteilung nach dem Zentrifugieren oft nicht zur vollständigen Entwickelung. Auch bei späteren Teilungen kann diese Erscheinung vorkommen. Sie kann zu verschiedenen anderen abnormalen Zuständen führen, deren Verschiedenheit abhängig ist von der Gestalt der unvollkommenen Querwand, von der Zahl der Kerne, von denen ein großer oder

[1]) Die Abhängigkeit der Größe der Zelle von der Menge ihrer Kernmasse. (l. c. S. 253.) Zur Physiol. d. Zelle. (l. c. S. 18.)

zwei vorhanden sind, und von der Stelle, welche der Kern oder die beiden Kerne einnehmen. Wenn sich eine Querwand mit einer zentralen Öffnung bildet und bei der Karyokinese nur ein großer Kern entsteht, der eine Stelle in der zentralen Öffnung bekommt (Fig. 13), so ist die nächste Karyokinese stets mit der Anlage von zwei Querwänden verbunden (Fig. 20, *q* und *q*), die sich gewöhnlich vollständig entwickeln. Die Stellen, welche die neuen Querwände einnehmen, befinden sich etwas näher bei der Mitte der Zelle als bei ihren Enden. Gewöhnlich entstehen drei Tochterzellen, von denen die beiden äußeren meist kernlos sind. Der Kern teilt sich meistens in zwei Tochterkerne, die eine Stelle in der Achse der mittleren Zelle erhalten, welche die größte der drei Zellen ist. Es kann aber auch geschehen, daß eine der äußeren Zellen einen der zwei Kerne bekommt und auch können mehr als zwei Tochterkerne entstehen. Wie die kernlosen Zellen, geht fast immer auch die mittlere Zelle zu Grunde. Nur einmal konnte ich beobachten, daß die beiden in der Zellachse sich befindenden Kerne sich auf die gewöhnliche Weise teilten und zwei normale Querwände entstanden (Fig. 23, *q* u. *q*); demzufolge entstanden eine neue zweikernige und zwei einkernige Zellen.

Einmal beobachtete ich, daß der große Kern nicht eine Stelle in der zentralen Öffnung der Querwand, sondern in einer der beiden Kammern erhielt. Bei der nächsten Teilung entstanden zwei Zellen, eine größere mit der unvollkommenen Querwand und eine kleinere, jede mit einem Kern. Der Kern der größeren Zelle erhielt eine Stelle in der Mitte der zentralen Öffnung der alten unvollkommenen Querwand. Die nächstfolgende Teilung in der größeren Zelle war verbunden mit der Bildung von zwei Querwänden (Fig. 24, *q* u. *q*) und führte zur Entstehung von zwei einkernigen Zellen und einer kernlosen Zelle.

Die gleichzeitige Bildung von zwei Querwänden in einkernigen Zellen erfordert nicht die Anwesenheit einer Querwand mit zentraler Öffnung und auch nicht, daß der Kern eine doppelte Größe hat. Was den ersten Punkt betrifft, so bemerke ich, daß ich[1]) schon früher bei meinen Versuchen mit Chloralhydratlösungen gefunden habe, daß, wenn die Karyokinese nur eine Vergrößerung des Kerns zur Folge hat und die Querwandbildung ausbleibt, während der nächsten Karyokinese zwei Querwände gebildet werden. In Verbindung mit dem zweiten Punkte erwähne ich Folgendes: Ein paar Tage nach dem Zentrifugieren beobachtete ich, daß einer Teilung zufolge zwei einkernige Zellen entstanden waren; die eine Zelle war kurz und enthielt eine große Chromatophorenmasse; die andere war lang und enthielt eine kleine Chromatophorenmasse. Erstere vermehrte sich durch Teilung auf normale Weise. Letztere teilte sich nach zehn Tagen in drei Zellen; die mittlere Zelle erhielt zwei Kerne, die eine Stelle in der Medianebene bekamen; die beiden anderen waren kernlos (Fig. 26 links). In diesem Fall lag also Bildung von zwei Querwänden vor, ohne daß der sich teilende

[1]) Über abnormale Karyokinese. (l. c. S. 223.)

Kern eine doppelte Größe hatte und ohne daß eine Querwand mit zentraler Öffnung vorhanden war.

Die obigen Mitteilungen beziehen sich auf die Fälle, in welchen die beiden neuen Querwände in großer Entfernung voneinander entstehen und die mittlere Zelle also die größte wird. Es kommt aber auch vor, daß die Querwände sehr nahe bei einander angelegt werden (Fig. 21, *q* u. *q*). Wenn sie sich vollständig entwickeln, entsteht gewöhnlich eine sehr kurze kernlose Zelle zwischen zwei einkernigen Zellen. In den Zellen, welche sich auf derartige Weise teilen, konnte ich vor der Teilung nie eine unvollkommene Querwand beobachten. Die fragliche Zellteilung sah ich oft einige Tage nach dem Zentrifugieren in dicken Fäden mit großen Kernen. Bei der ersten Teilung nach dem Zentrifugieren bildete sich eine kernlose Zelle mit einer kleinen Chromatophorenmasse und eine Zelle mit zwei großen Kernen und mit einer großen Chromatophorenmasse. Letztere teilte sich in drei Zellen, von denen die mittlere sehr kurz und kernlos war, während die beiden anderen jede zwei große Kerne enthielten (Fig. 29). Bildung von zwei Querwänden nahe beieinander beobachtete ich während der Karyokinese auch in vierkernigen Zellen (Fig. 30, *q* u. *q*). Diese hatte ich erhalten durch Zentrifugalversuche mit dicken Fäden, die aus zweikernigen Zellen zusammengesetzt waren, von denen einige in Teilung begriffen waren.

Wenn sich eine unvollkommene Querwand bildet und zwei einkernige Kammern entstehen, so liefern die folgenden Teilungen gewöhnlich einkernige Zellen, ungerechnet die mittlere, zweikernige, zweikammerige Zelle. Wenn die beiden Kerne jedoch in eine der beiden Kammern geraten, so können die folgenden Teilungen auch die Entstehung von Reihen zweikerniger Zellen veranlassen.

Oft kommt es vor, daß einige Tage nach dem Zentrifugieren sich eine Querwand bildet, die der Stelle des Kerns gemäß sich nicht in der Mitte der Zelle befindet (Fig. 10, *q*). Dabei kann es vorkommen, daß die Querwand sich nicht vollständig entwickelt und demzufolge in ihrer Mitte eine Öffnung bleibt. Wenn dieser Fall sich ereignet und dabei die Karyokinese zur Bildung von zwei Kernen führt, so bekommt der eine Kern gewöhnlich eine Stelle in der zentralen Öffnung der Querwand (Fig. 22, *q*) und der andere in der größeren Kammer. Ersterer erstreckt sich in die Richtung der Zellachse und letzterer erhält eine gewöhnliche Gestalt.

Wie schon erwähnt, konnte ich oft ein paar Tage nach dem Zentrifugieren wahrnehmen, daß die Karyokinese mit der Bildung von zwei Querwänden an verschiedenen Stellen verbunden war. Die eine Querwand wurde in der Mitte der Zelle angelegt, die andere dem Kern gegenüber (Fig. 11, *q* und *q*). Die Entwicklung dieser Querwände war gewöhnlich unvollkommen. Oft war ihre Anlage schon unvollständig. Die Lage, welche die beiden Tochterkerne erhielten, war verschieden, z. B. nebeneinander in der Zellachse oder bei der Längswand einander gegenüber. Bei den folgenden Teilungen ereigneten sich wieder verschiedene Fälle. Die neuen Querwände (Fig. 27, *q* und Fig. 28, *q*), deren Entwicklung vollständig war, teilten den Inhalt der Zellen auf verschiedene Weise, so daß ein-, zwei- und dreikernige Zellen entstanden.

Chromatophorenreichere und chromatophorenärmere Zellen.

Mehrere Zellen teilten sich ein paar Tage nach dem Zentrifugieren auf eine derartige Weise, daß zwei einkernige Zellen entstanden, die eine kurz und mit einer großen Chromatophorenmasse, die andere länger und mit einer kleinen Chromatophorenmasse. Auch beobachtete ich Teilungen, die zwar zur Bildung von zwei einkernigen Tochterzellen mit einer verschieden großen Chromatophorenmasse führten, aber welche ungefähr gleicher Länge waren. Die chromatophorenreichere wuchs stärker und teilte sich immer eher als die chromatophorenärmere. Beiderlei Zellen können sich vermehren und Zellreihen bilden. Wenn die Chromatophorenmasse jedoch sehr klein war, teilten die Zellen sich nicht mehr und gingen nach einiger Zeit zu Grunde.

Zweimal gelang es mir, eine chromatophorenfreie Zelle mit einem normalen Kern zu erhalten. Zwar habe ich das weitere Schicksal dieser Zellen nicht studiert, aber es ist zweifellos, daß solche Zellen sich nicht vermehren können und nach einiger Zeit sterben, weil Zellen mit einem Kern und einer sehr kleinen Chromatophorenmasse doch schon ein solches Schicksal trifft.

Versuche mit Zellen, welche eine überflüssige Kernmasse enthalten.

Die merkwürdigsten Abweichungen der Kern- und Zellteilungen, welche nach dem Zentrifugieren vollendet werden, wie auch derjenigen, die unmittelbar nachher und später auftreten, sind oben erwähnt worden, und dabei hat es sich gezeigt, daß bei diesen Prozessen sehr verschiedene Zellen entstehen können. Diese Verschiedenheit kann auf die folgende Weise noch einigermaßen vergrößert werden:

Wie erwähnt, können die durch Zentrifugieren erhaltenen zweikernigen *Spirogyra*-Zellen die Entstehung dickerer Fadenstücke veranlassen, welche aus ähnlichen zweikernigen Zellen zusammengesetzt sind. Mit diesen Fadenstücken können neue Zentrifugalversuche angestellt werden. Dabei erhält man Resultate, welche denen der ersten Versuche ähnlich sind. So gelang es mir, bei teilenden Zellen durch die Öffnung der sich bildenden Querwand alle Chlorophyllbänder und die beiden Kernfiguren zu treiben. Nach der nachherigen Vollendung der Querscheidewand war eine vierkernige Zelle mit allen Chromatophoren nebst einer kernlosen chromatophorenfreien Zelle entstanden. Oft blieb ein Teil der Chromatophorenmasse zurück und wurden die Tochterkerne über die beiden Tochterzellen verteilt, so daß ich z. B. eine chromatophorenreiche Tochterzelle mit drei Kernen und eine chromatophorenarme mit einem Kern erhielt. Die Entwicklung der Querscheidewand war oft unvollkommen.

Die Kern- und Zellteilungen, welche nach dem zweiten Zentrifugieren auftraten, zeigten wieder allerlei Verschiedenheiten. Sowohl die Querwandbildung als auch die Karyokinese war oft ge-

stört. Letzteres veranlaßte die Entstehung großer Kerne. Oft fing die Querwandbildung an zwei Stellen an, nämlich in der Mitte der Zelle und den Kernen gegenüber, ohne daß eine der Querwände sich vollständig entwickelte. In anderen Fällen verteilte die Querwand die Zelle in zwei ungleiche Teile, deren jeder zwei Kerne erhielt.

Die Zentrifugalversuche mit dicken Fadenstücken mit einem großen Kern in jeder Zelle, wie ich sie durch einmaliges Zentrifugieren erhalten hatte, führten zu ähnlichen Resultaten, wie die Versuche mit normalen Fäden. Ich erhielt unter anderem kernlose Zellen nebst Zellen mit zwei großen, d. h. zweifach vergrößerten Kernen oder mit einem sehr großen, d. h. vierfach vergrößerten Kern. Es zeigte sich, daß diese kernhaltigen Zellen dicker wurden und fähig waren, sich zu vermehren. Ähnliches beobachtete ich bei dreikernigen Zellen, welche nebst einkernigen durch Zentrifugieren von zweikernigen entstanden waren. Anders verhielten sich die vierkernigen Zellen, welche ich, wie oben erwähnt, nebst kernlosen auch durch Zentrifugieren von zweikernigen erhalten hatte. Ihre Kerne lagerten sich nicht in der Medianebene. Ich beobachtete in solchen Zellen wohl Kern- und Zellteilung, aber diese Prozesse veranlaßten keine einfache Vermehrung der vierkernigen Zellen. Dieselben waren nicht fähig, Reihen zu bilden, die aus ähnlichen Zellen zusammengesetzt waren. Die vierkernigen Zellen teilten sich auf einmal in drei Zellen, die eine ungleiche Anzahl Kerne erhielten und von denen die mittlere sehr kurz war (Fig. 30). Während der Karyokinese teilten sich nicht immer alle vier Kerne, so daß nicht acht Tochterkerne entstanden, sondern zum Beispiel nur sieben. Aus obigem geht hervor, daß es mir nicht gelungen ist, Fadenstücke zu erhalten, welche aus vierkernigen Zellen zusammengesetzt sind. Es ist jedoch möglich, daß es bei weiteren Versuchen gelingt, solche Fadenstücke zu bekommen.

Bei den Versuchen mit dicken Fäden mit großen Kernen beobachtete ich, daß einige Tage nach dem Zentrifugieren die Zellteilungen bisweilen zur Entstehung einkerniger chromatophorenreicherer und chromatophorenärmerer Zellen führten. Erstere unterschieden sich durch ein stärkeres Wachstum und ein früheres Auftreten der Karyokinese, die bei den chromatophorenärmeren bisweilen auch ausblieb.

Oben habe ich einige Resultate erwähnt, welche ich beim Zentrifugieren von Fäden, welche aus zweikernigen Zellen und aus Zellen mit großen Kernen zusammengesetzt waren, erhielt. Die Beobachtungen an den zweimal zentrifugierten Fäden liefern für die Lösung verschiedener physiologischer Probleme jedoch keinen Vorteil über die an einmal zentrifugierten, weshalb ich mich beim zweimaligen Zentrifugieren auf wenige Versuche beschränkt habe.

Allgemeine Betrachtungen.

Oben habe ich die Erscheinungen mitgeteilt, welche man beobachtet, wenn man *Spirogyra*-Fäden zentrifugiert und nachher in

Grabenwasser kultiviert. Die Art der Abweichungen, welche das Zentrifugieren hervorruft, scheint besonders auch von dem Entwicklungszustand der Zellen abhängig zu sein. Die Resultate sind nämlich verschieden, je nachdem beim Anfang des Versuches die Zellen sich gerade geteilt haben, oder seitdem einige Zeit verflossen ist und bald wieder Teilungen auftreten werden, oder die Zellen in Teilung begriffen sind. So sah ich, wenn das Zentrifugieren während der Karyokinese eintrat, oder wenn dieselbe bald nach dem Zentrifugieren stattfand, daß neben kernlosen Zellen zweikernige entstanden. Wenn die Teilung später eintrat, bildeten sich gewöhnlich zwei unvollkommene Querwände und wenn sie noch später stattfand, bildeten sich oft zwei Zellen ungleicher Größe mit einer verschieden großen Chromatophorenmasse. Die verschiedenen Abweichungen führen oft wieder zu neuen Abnormitäten. So wird die Bildung einer Querwand mit einer zentralen Öffnung, in welcher der vergrößerte Kern eine Stelle einnimmt, fast immer gefolgt durch eine Teilung, bei welcher gleichzeitig zwei Querwände entstehen.

Kleine Verschiedenheiten in den Bedingungen, unter welchen die Zellen sich während dem Zentrifugieren befinden, können große Verschiedenheiten bei ihrer Nachkommenschaft veranlassen. In bestimmten Fällen entstehen Reihen zweikerniger Zellen; in anderen bleiben die Teilungen sehr lange aus, oder es kommen überhaupt keine Teilungen mehr vor, so daß man annehmen muß, daß das Zentrifugieren in einigen Fällen sogleich einen sehr nachteiligen Einfluß ausübt. Wie schon früher Gerassimoff[1]) und ich selbst fanden, zeigte es sich auch jetzt, daß viele Abweichungen derart sind, daß keine gesunden und normalen Nachkommen mehr zu erwarten sind und die Zellen die Bedingungen für ihren Untergang inne haben. So sah ich auch jetzt wieder, daß verschiedene abnormale Zellen immer zu Grunde gingen, ohne Nachkommenschaft hervorzubringen, zum Beispiel die Zellen mit abnormalen Auswüchsen an der Querwand und die Zellen mit mehreren kleinen, abnormalen Kernen. Andere Zellen erholen sich und bringen normale Fäden hervor und viele abnormale Zellen bringen bei späteren Teilungen auch Zellen hervor, welche den normalen wieder ähnlich sind.

Während die abnormalen Zellen zu Grunde gehen, vermehren sich die übrigen Zellen. Dadurch erhalten die Fäden allmählich wieder ein gewöhnliches Aussehen. Das einzige, was zuletzt eine Kultur von *Spirogyra*-Fäden, welche aus zentrifugierten Fadenstückchen entstanden ist, von normalen Fäden unterscheidet, ist die Beimischung dickerer Fäden und Fadenstücke, die aus zwei- und dreikernigen Zellen und aus Zellen mit großen Kernen zusammengesetzt sind. Wie bekannt, ist es Gerassimoff[2]) sogar gelungen, zweikernige Zellen und Zellen mit großen Kernen kopulieren und Zygoten, welche entkeimten, hervorbringen zu lassen. Doch bin ich der Ansicht, daß solche Zellen nicht eine so große

---

[1]) Über die Größe des Zellkernes. (l. c. S. 65.)
[2]) Über die Copulation der zweikernigen Zellen bei *Spirogyra*. (l. c. S. 484.)

Lebensfähigkeit haben als normale, denn mehrmals sah ich, daß Fäden, welche aus derartigen Zellen zusammengesetzt waren, nachdem sie zuerst einige Zeit kräftig gewachsen und die Zahl ihrer Zellen bedeutend vermehrt hatten, plötzlich anfingen zu kränkeln und zu Grunde gingen, während ich stets große Sorge für ihre Kultur getragen hatte, ohne daß ich eine äußerliche Ursache, wie zum Beispiel Pilze, entdecken konnte, und während normale Fäden unter gleichen Umständen gesund blieben und fortfuhren zu wachsen. Dadurch wird einigermaßen aufgeklärt, daß dicke Fäden, die aus zweikernigen Zellen oder aus Zellen mit großen Kernen bestehen, selten in der Natur vorkommen, obschon die Bedingungen für ihre Entstehung bisweilen vorhanden sind.

Über die Wechselbeziehungen zwischen dem Kern und den verschiedenen Lebensprozessen.

Die Wahrnehmungen der verschiedenen Autoren lassen, was das Bedürfnis des Kerns für die normale Entwicklung und Vermehrung der Zellen anbetrifft, keinen Zweifel übrig. Kernfreie Protoplasten und Zellen sind nicht fähig, sich zu vermehren und gehen nach einiger Zeit zu Grunde. Es scheint, daß der Kern auf die verschiedenen Lebensprozesse einen sehr verschiedenen Einfluß ausübt. In einigen Fällen scheint es, daß der Einfluß ein mehr direkter ist und in anderen ein mehr indirekter. Einige Prozesse hören bei Abwesenheit des Kerns bald auf, wie z. B. das Wachstum und die Bildung der Zellwand; andere dauern noch einige Zeit fort, wie z. B. die Stärkebildung in den Chromatophoren, die, wie es scheint, bei *Spirogyra* dem Kern gegenüber eine gewisse Selbständigkeit besitzen und für das Leben ebenso unentbehrlich sind, wie der Kern selbst. Ebensowenig als bei *Spirogyra* eine Zelle ohne einen Kern am Leben bleiben und sich vermehren kann, kann eine Zelle ohne Chromatophoren solches. Der Kern, die Chromatophoren und das Cytoplasma können einander nicht entbehren.

Die Verhältnisse, in welchen der Kern zu den verschiedenen Lebensprozessen steht, genau zu bestimmen, ist eine schwere Aufgabe, bei deren Lösung man leicht auf Irrwege geraten kann, und man kann sich nicht darüber wundern, daß die bezüglichen Untersuchungen schon bald zu Meinungsverschiedenheiten Veranlassung gegeben haben. Einige Autoren sind der Ansicht, daß die Anwesenheit eines Kerns im Protoplasten ein Erfordernis für die Bildung und das Wachstum der Zellwand ist und daß diese Prozesse ohne Kern durchaus nicht stattfinden können, während andere einer entgegengesetzten Meinung sind.

In diesem Abschnitt werde ich einige neue Beobachtungen bei *Spirogyra* besprechen, welche meiner Meinung nach beitragen können zur näheren Kenntnis der Beziehungen des Kerns zu folgenden Lebensprozessen, nämlich die Querwandbildung, die Umsetzung der Stärke, das Wachstum der Zellwand, die Turgorzunahme, die Entwicklung der Chromatophoren, die Bildung der Stärke, die Bildung von Fett, die Bildung von Gerbstoff, die Vermehrung und die Bewegung des Plasmas.

Über die Querwandbildung.

Während die Beobachtungen bei mehrkernigen Zellen, unter andern bei *Cladophora,* gezeigt haben, daß die Karyokinese und die Zellteilung ganz unabhängig von einander verlaufen können, scheint es bei den höheren Gewächsen doch unzweifelhaft, daß diese beiden Prozesse eng miteinander verknüpft sind. Auf die Kernteilung folgt unmittelbar die Zellteilung, und die neue Querwand nimmt hinsichtlich der karyokinetischen Figur eine bestimmte Stelle ein. Auch bei *Spirogyra* zeigen die Karyokinese und die Zellteilung sich als zwei eng miteinander verknüpfte Prozesse.

Unter gewissen Umständen kann bei *Spirogyra* Karyokinese stattfinden und die Zellteilung ausbleiben. Zellteilung ohne Karyokinese ist jedoch bei *Spirogyra* bis jetzt nie beobachtet. Zwar führt die Karyokinese bisweilen nicht zur Bildung von zwei Tochterkernen; es entsteht anstatt derselben ein großer Kern, aber der Kern erleidet dann doch ebensogut alle Strukturveränderungen, als während der normalen Karyokinese, weshalb man beide Prozesse vollkommen gleich stellen muß[1]).

Unter normalen Bedingungen gehen bei *Spirogyra* die Karyokinese und die Zellteilung zusammen. Wenn der Kern die ersten Veränderungen zeigt, welche eine künftige Karyokinese anzeigen, so sammelt sich an der Längswand Plasma an, das reich an Mikrosomen ist. Es bildet einen weiten Kreis um den Kern, der sich genau in seiner Mitte befindet. Die Querwand wächst in zentripetaler Richtung und an ihrem inneren Rande findet sich stets eine Ansammlung von Plasma mit Mikrosomen. Der Prozeß schreitet auf dieselbe Weise fort, bis die Zellteilung vollendet ist.

Wenn man mit Aufmerksamkeit den ganzen Prozeß beobachtet, so fragt man sich, wie es kommt, daß gerade genau dem Kern gegenüber an der Längswand sich Plasma mit Mikrosomen ansammelt und die Querwandbildung anfängt? Wird diese Stelle durch den Kern beeinflußt, der sich im Zentrum der Zelle, also in einer verhältnißmäßig großen Entfernung befindet, oder ist unabhängig vom Kern die Querwandbildung durch die eine oder die andere Ursache auf die Mitte der Zelle beschränkt?

Ich werde jetzt einige Versuche erwähnen, die für die Lösung obiger Fragen von Bedeutung sind. Wie ich schon mitgeteilt habe, werden durch das Zentrifugieren die karyokinetische Figur und die Chromatophoren verschoben. Beide werden durch die Öffnung des Diaphragmas getrieben und auch wird das am inneren Rande des Diaphragmas angesammelte Plasma mit Mikrosomen vertrieben. Nach dem Zentrifugieren sammelt sich an diesem Rande wieder Cytoplasma mit Mikrosomen an (Fig. 1,*p*) und geht die Querwandbildung weiter (Fig. 47, 48 u. 49). Es scheint deshalb, daß der innere Rand des Diaphragmas das Cytoplasma und die Mikrosomen, welche bei der Querwandbildung ohne Zweifel eine bedeutende Rolle spielen, zu sich zieht. Daß die karyokinetische Figur (Fig. 1, *s*)

[1]) van Wisselingh, Über abnormale Kernteilung. (l. c. S. 228 ff.)

sich in der Nähe einer der Querwände befindet, hat offenbar keinen Einfluß auf die Stelle, wo der abgebrochene Prozeß wieder anfängt.

Mag die Plasmaansammlung an dem innern Rande des Diaphragmas, welche mit großer Lebendigkeit vor sich geht, für den Beobachter eine überraschende Erscheinung sein, nicht weniger überraschend ist es, was man beobachtet, wenn kurz nach dem Zentrifugieren Karyokinese auftritt. Während in dem einen Ende der Zelle die Karyokinese stattfindet, hat in der Mitte der Zelle die Querwandbildung statt. Dieser Prozeß fängt an mit einer Ansammlung von Cytoplasma und Mikrosomen an der Längswand. Man kann nicht wahrnehmen, daß die Stelle der Längswand, wo sich diese Ansammlung bildet, sich durch etwas Besonderes unterscheidet. Daß die karyokinetische Figur sich nicht in der Mitte der Zelle befindet, übt unter den gegebenen Bedingungen offenbar keinen Einfluß auf die Stelle aus, wo die Querwand gebildet wird.

Allmählich ändern sich jedoch die Bedingungen. Der Kern und die Chromatophoren streben, ihre alte Stelle wieder einzunehmen. Solches geht aber langsam. Der Kern erhält eine Stelle in der Zellachse und nimmt auch wieder einen zur Achse normalen Stand ein, aber er befindet sich vorläufig noch in einiger Entfernung vom Zentrum. Wenn nun unter diesen Bedingungen Karyokinese auftritt, so bildet sich die Querwand nicht in der Mitte der Zelle, sondern genau zwischen den beiden Tochterkernen (Fig. 10, *q*).

Die Querwandbildung in der Mitte der Zelle und die Querwandbildung zwischen den beiden Tochterkernen nicht in der Mitte der Zelle sind durch Übergänge mit einander verbunden, welche im Allgemeinen der Zeit entsprechen, die nach dem Zentrifugieren verlaufen ist. Oft werden nämlich während der Karyokinese an den beiden obengenannten Stellen Querwände angelegt (Fig. 11, *q* und *q*). Ihre Entwicklung ist meist unvollständig und mit ihrer Anlage ist solches meistens auch schon der Fall.

Die obenerwähnten Beobachtungen weiß ich auf keine andere Weise zu erklären, als durch die Annahme, daß der Kern einige Zeit nach dem Zentrifugieren wieder Einfluß auf die Stelle ausübt, wo während der nächsten Karyokinese die Querwandbildung anfangen wird, und daß schließlich der Kern wieder ganz diesen Einfluß zurückbekommen hat. Es ist unmöglich, daß unabhängig vom Kern eine etwaige andere Ursache veranlaßt, daß die Querwandbildung in der Mitte der Zelle stattfindet, denn, wäre dies der Fall, so würde man diese Erscheinung nicht allein kurz nach dem Zentrifugieren beobachten, sondern auch nach längerer Zeit.

Wie muß man erklären, daß, wenn kurz nach dem Zentrifugieren Karyokinese auftritt, die Querwand in der Mitte der Zelle entsteht? Ich vermutete, daß in diesem Fall auch der Kern die Stelle der Querwand bestimme. Ich nahm dabei an, daß der Kern nicht gerade während der Karyokinese auf die Stelle, wo die Querwandbildung anfängt, Einfluß ausübt, sondern zumal vor der Karyokinese, während des sogenannten Ruhezustandes. Das Auftreten der Querwand in der Mitte der Zelle würde man deshalb einigermaßen als die Folge einer Nachwirkung des ruhenden Kerns betrachten müssen.

Um die Richtigkeit meiner Vermutung zu prüfen, stellte ich den folgenden Versuch an: Ich wählte für denselben einen *Spirogyra*-Faden, der ein paar Tage zuvor einem Zentrifugalversuch unterworfen worden war und in welchem die Kerne und die Chlorophyllbänder sich noch in der Nähe der Querwände befanden. Dieser Faden wurde nochmals einem Zentrifugalversuch unterworfen, aber auf eine derartige Weise, daß die Kerne und die Chlorophyllbänder nach den entgegengesetzten Zellenden getrieben wurden. Wenn meine Vermutung richtig war, so würden, falls bald nach dem zweiten Zentrifugieren Karyokinesen auftraten, die neuen Querwände nun nicht in der Mitte der Zellen, sondern in den jetzt kern- und chromatophorenfrei gemachten Enden entstehen müssen. In der Tat zeigte es sich, daß solches der Fall war (Fig. 31, *q*).

Nun entsteht von selbst die Frage, auf welche Weise der Kern schon vor der Karyokinese Einfluß ausübt auf die Stelle, wo die Querwand kommt. Dieser Einfluß muß gewiß ein indirekter sein, weil der Kern sich in großer Entfernung von der Stelle befindet, wo die Querwandbildung anfängt. Beschränkt dieser Einfluß sich auf das Cytoplasma, oder ist auch die Zellwand dabei beteiligt? Ich bin letzterer Ansicht. Das Protoplasma wird durch das Zentrifugieren von seiner Stelle gerückt. Nach dem Zentrifugieren sieht man, daß alles Plasma an die eine Querwand gedrückt ist, ausgenommen ein dünnes Schichtchen, das die Längswand und die andere Querwand bedeckt. Der flüssigen Natur des Plasmas wegen können im obengenannten Schichtchen Verschiebungen stattgefunden haben. Die Anlage der Querwand ist aber, wie unter normalen Bedingungen, genau kreisförmig und sehr regelmäßig. Aus diesem Grunde halte ich es für wahrscheinlich, daß auch die Zellwand beeinflußt wird und daß demzufolge die Stelle, an welcher die Querwand sich bilden wird, sich auf irgend eine Weise unterscheidet, obgleich solches nicht zu sehen ist. Diese Stelle bildet, meiner Meinung nach, für das Plasma und die Mikrosomen, welche sich da ansammeln, bevor die Querwandbildung anfängt, einen Anziehungspunkt. Möglicherweise unterscheidet sie sich wohl dadurch, daß die Bildung der Zellwandsubstanz dort mit größerer Energie stattfindet, also durch ein stärkeres Wachstum, an dem selbstverständlich das an ihr haftende Plasma beteiligt ist; das ist aber eine Frage, die einer näheren Untersuchung bedarf und worauf ich die Antwort schuldig bleiben muß.

Wie oben erwähnt, wird die Stelle der Querwandbildung durch den Kern während seines sogenannten Ruhezustandes beeinflußt. Für zwei- und dreikernige Zellen, deren Kerne sich in der Medianebene befinden, kann man annehmen, daß die Kerne zusammen einen ähnlichen Einfluß auf die Stelle, wo die Querwand entstehen wird, ausüben. Wenn die beiden Kerne einer zweikernigen Zelle sich in der Zellachse befinden, wird an zwei Stellen auf die Längswand Einfluß ausgeübt, und wenn Karyokinese auftritt, so werden zwei Querwände angelegt. In ein paar Fällen fand ich, daß der Kern eine abnormale Stelle einnahm. Er befand

sich nämlich wohl ungefähr in der Medianebene, aber nicht in der Zellachse. Er hatte sich in der Nähe der Längswand gelagert. Während der Karyokinese wurde nur an der Seite, wo sich der Kern befand, eine Querwand angelegt (Fig. 25, *q*), was natürlich die Entstehung einer unvollkommenen Querwand veranlaßte. Es schien also, daß in diesem Falle der Einfluß des Kerns nur an der einen Seite der Zelle groß genug war, um das Auftreten der Querwandbildung hervorzurufen.

In verschiedenen Fällen ereignet sich bei *Spirogyra* die Erscheinung, daß die Karyokinese mit der Bildung von zwei Querwänden verbunden ist, obgleich nicht zwei Kerne an verschiedenen Stellen Einfluß ausüben können, wie es bei Zellen mit zwei Kernen in der Längsachse der Fall ist. Die beiden neuen Querwände befinden sich nahe beieinander (Fig. 21, *q* und *q*), oder sie sind weit voneinander entfernt (Fig. 20, *q* und *q*). Die Erscheinung kommt bei einkernigen Zellen und bei Zellen mit zwei Kernen in der Medianebene vor (Fig. 29, *q* und *q*). Wenn in einer Zelle Karyokinese auftritt und dabei ein großer Kern und eine Querwand mit einer zentralen Öffnung entstehen (Fig 13, *k* und *q*), so ist die nächste Karyokinese mit der Bildung von zwei Querwänden verbunden, in jeder Kammer eine (Fig. 20, *q* und *q*). Auch in den Zellen, die einen großen Kern enthalten, aber keine unvollkommene Querwand besitzen, entstehen während der Karyokinese bisweilen zwei Querwände in großer Entfernung voneinander. In derartigen Fällen muß man annehmen, daß die Längswand an zwei Stellen durch den einzigen Kern oder die beiden in der Medianebene sich befindenden Kerne beeinflußt wird. Der Lauf der Aufhängefäden, welche zumal an den Enden des in die Länge ausgereckten Kerns befestigt sind, in zwei verschiedenen Richtungen scheint damit in Übereinstimmung zu sein, aber nähere Untersuchungen müssen hierüber entscheiden. Wenn während der Karyokinese großer Kerne zwei Querwände entstehen, so würde man annehmen können, daß bei der Bildung dieser großen Kerne der Einfluß auf der Längswand sich über zwei Stellen verteilt hat, obschon der Kern ein Körper geblieben ist. Ich bemerke noch, daß in einigen Fällen auch während der Karyokinese einfacher Kerne zwei Querwände gebildet werden (Fig. 26, *q* und *q*).

Auf Grund der oben erwähnten Beobachtungen nehme ich an, daß bei *Spirogyra* schon vor der Karyokinese der Kern einen Einfluß ausübt auf die Stelle, wo die Querwand entstehen wird. Die Art dieses Einflusses werden nähere Untersuchungen erklären müssen.

Über die Umsetzung der Stärke.

Gerassimoff[1]) hat bei *Spirogyra* gezeigt, daß auch in kernlosen Zellen Stärke verbraucht wird, obschon in viel geringerem Maße als in den normalen Zellen. Hier werde ich einige teils neue Beobachtungen erwähnen, die mit obiger Ansicht in Übereinstimmung sind.

---

[1]) Zur Physiol. d. Zelle. (l. c. S. 8 u. 76.)

Gerassimoff und auch ich selbst haben gefunden, daß dem geringen Stärkeverbrauch zufolge in den kernlosen *Spirogyra*-Zellen die Menge an Stärke unter dem Einfluß des Lichts in den Chromatophoren stark zunimmt. Daß die kernlosen Zellen doch Stärke verbrauchen, kann leicht nachgewiesen werden durch Kultur im Dunkeln. Die vorhandene Stärke wird dann verbraucht. Durch Gerassimoff und mich wurden früher nur solche kernlose Zellen untersucht, welche reichlich mit Chromatophoren versehen waren. Jetzt habe ich auch kernlose Zellen ohne Chlorophyllbänder und solche, die nur eine geringe Menge derselben enthielten, untersucht. Wenn die kernlosen Zellen keine Chromatophoren enthalten, so sind sie auch nicht imstande, Stärke zu bilden. Wenn sie nur wenig derselben enthalten, so findet am Lichte keine Vermehrung der vorhandenen Stärkemenge statt, und wenn sie nur ein paar sehr kleine Stückchen Chlorophyllband enthalten, so kann selbst am Lichte die vorhandene Stärke vollkommen verschwinden. Aus obigem folgt deshalb auch, daß die kernlosen Zellen Stärke verbrauchen, aber bei den kernhaltigen ist der Verbrauch derselben viel bedeutender.

Die Menge an Stärke in den Chromatophoren und die Größe der Stärkeherde sind abhängig von den Quantitäten von Stärke, welche produziert und umgesetzt werden. Wenn eine kernhaltige Zelle entsteht, die eine größere Chromatophorenmenge als eine normale Zelle hat, so wird sie mehr Stärke produzieren als die normale, und wenn dazu die Menge an Kernmasse in beiden Zellen dieselbe ist, die relative Masse in der chromatophorenreicheren also weniger, so wird die vorhandene Stärkemenge in letzterer zunehmen, weil mehr produziert wird, als unter dem Einfluß ihres Kernes verbraucht wird. Im entgegengesetzten Falle, nämlich wenn eine kernhaltige Zelle entsteht, deren Chromatophorenmenge kleiner ist als eine normale, nimmt die Stärkemenge ab. Kernhaltige Zellen mit einer geringen Chromatophorenmenge verbrauchen ihre Stärke ganz. Wenn zwei Schwesterzellen von gleicher Größe und jede mit einem Kern aber mit ungleichen Quantitäten Chlorophyllband entstehen, so kann man oft am folgenden Tag schon beobachten, daß die Stärkeherde in der chromatophorenreicheren Zelle größer und in der chromatophorenärmeren kleiner geworden sind.

Eine übermäßige Vermehrung der Stärke bei kernhaltigen Zellen muß man in gewissen Fällen unzweifelhaft als eine Krankheitserscheinung betrachten, die vielleicht durch eine Hemmung der Kernfunktionen verursacht wird. Solche Zellen hören auf zu wachsen und gehen zu Grunde.

Eine eigentümliche Erscheinung beobachtete ich zumal oft bei großen vielkernigen Zellen. Bei denselben beeinflussen die Kerne oft in verschiedenem Maße die Stärkeherde. Demzufolge zeigen die Chromatophoren an der einen Stelle kleine und an der anderen Stelle große Stärkeherde. Dasselbe beobachtete ich bei außerordentlich langen Zellen. In den beiden Enden einer derartigen Zelle sind die Stärkeherde viel größer als mehr in der Nähe des Kerns, der sich in der Mitte der Zelle befindet. In den Enden

sind die Stärkeherde offenbar mehr oder weniger dem Einfluß des Kerns entzogen.

Die obenerwähnten Beobachtungen deuten bestimmt darauf hin, daß der Verbrauch von Stärke mit der Funktion des Kerns in Verbindung steht. Weil der Kern sich in einiger Entfernung von den Stärkeherden befindet, so kann man von dem Einfluß des Kerns auf den Stärkeverbrauch sich keine andere als die folgende Vorstellung machen. Durch den Kern muß nämlich ein Stoff abgeschieden werden oder unter dem Einfluß des Kerns wird im Cytoplasma ein Stoff gebildet, der die Umsetzung der Stärke veranlaßt. Diese Hypothese ist mit verschiedenen Wahrnehmungen in Übereinstimmung. Der Lauf der Aufhängefäden, die vom Kern nach den Chromatophoren gehen, und deren Verzweigungen bei den Stärkeherden enden, entspricht der Ansicht, daß die Funktion des Kerns und die Umsetzung der Stärke miteinander zusammenhängen. Wenn Zellen entstehen mit einem Kern und mit einem kurzen Stücke eines Chlorophyllbandes, so nimmt der Kern eine Stelle in der Mitte der Zelle ein, während das Stück des Chlorophyllbandes dem Kern gegenüber im wandständigen Protoplasma eine Stelle bekommt.

Es versteht sich, daß, wenn eine Zelle sich in eine kernhaltige und eine kernlose Zelle teilt, die beiden Tochterzellen zugleich von dem obenerwähnten Stoff in der Mutterzelle einen Teil erhalten werden. Wenn die kernlose Zelle auch Chromatophoren mit Stärkeherden bekommt, so darf man also erwarten, daß der Verbrauch von Stärke in der kernlosen Zelle noch einige Zeit fortdauert. Kernlose Zellen, welche im Dunkeln kultiviert werden, und kernlose Zellen mit sehr wenig Stärke beweisen, daß solches auch wirklich stattfindet. Der Verbrauch ist jedoch geringer als bei den normalen Zellen. Daher kommt es, daß, wenn die Chromatophorenmenge in den kernlosen Zellen nicht zu gering ist, der Vorrat an Stärke bald zunimmt, bis zuletzt die Chromatophoren mit Stärke überfüllt sind. Der Verbrauch an Stärke in den kernlosen Zellen ist nach der gegebenen Erklärung deshalb eine Folge der Funktion des Kerns. Man kann sich vorstellen, daß die Erscheinung durch eine Nachwirkung des Kerns der Mutterzelle, vielleicht wohl der Kerne mehrerer früheren Zellen verursacht wird.

Über das Wachstum der Zellwand.

Gerassimoff[1]) und auch ich[2]) selbst haben früher gefunden, daß kernlose Zellen mit einer normalen Chromatophorenmenge nach ihrer Entstehung noch etwas in die Länge wachsen. Zu demselben Resultate bin ich jetzt gekommen bei der Untersuchung kernloser Zellen ohne und mit einer sehr kleinen Chromatophorenmenge (Tabelle I und II S. 194 u. 195). Auch gelang es mir, nachzuweisen, daß auch diese Zellen, wie die früher untersuchten[3]), durch Apposition

---

[1]) Über den Einfluß des Kerns auf das Wachstum der Zelle. (l. c. S. 185 ff.)
[2]) Over wandvorming bij kernlooze cellen. (l. c. S. 5 u. 6.)
[3]) l. c. S. 7 ff.

eine neue Wand bilden, welche die neue Querwand, die alte Längswand und die alte Querwand bedeckt und deshalb den ganzen Protoplast umgibt. Diese Wand kann man leicht nachweisen, wenn man die Zellen bis auf 300° C in Glyzerin erwärmt. Einige Bestandteile werden hierdurch aus der Zellwand aufgelöst; die obenerwähnte Wand wird dabei mehr oder weniger abgelöst und ist dann sehr deutlich wahrnehmbar.

Wie Gerassimoff[1]) fand ich, daß zweikernige Zellen und Zellen mit großen Kernen unter günstigen Bedingungen dicker und länger werden als die normalen Zellen. Die früher von Gerassimoff untersuchten Zellen erhielten bei ihrer Entstehung keine doppelte Chromatophorenmenge. Viele der jetzt von mir untersuchten Zellen hatten von Anfang an nicht nur eine doppelte Menge an Kernsubstanz, sondern auch eine doppelte oder eine fast doppelte Chromatophorenmenge. In mehreren Fällen konnte ich feststellen, daß nach ihrer Entstehung das Längenwachstum anfangs intensiver wurde (Tabelle III, S. 195). In den fünf letzterwähnten Fällen). Wenn eine Zellteilung stattgefunden hatte, zeigte es sich, daß das Längenwachstum weniger intensiv gewesen war (Tabelle III).

Über das Längenwachstum einkerniger Zellen, welche eine größere oder kleinere Chromatophorenmasse als die normalen Zellen enthalten, bemerke ich Folgendes: Eine chromatophorenreichere und eine chromatophorenärmere Zelle entstehen zugleich aus derselben Mutterzelle. Bei ihrer Entstehung sind sie gleich lang oder die chromatophorenärmere Zelle ist bedeutend länger, was mit der Stelle, die der Kern in der Mutterzelle einnahm, zusammenhängt. Wie ich schon früher bemerkt habe, teilen die chromatophorenärmeren Zellen sich später als ihre chromatophorenreicheren Schwesterzellen, oder erstere teilen sich überhaupt nicht. Man kann deshalb erwarten, daß die chromatophorenärmeren Zellen im Wachstum ihren Schwesterzellen nachstehen. Es zeigte sich, daß solches auch der Fall ist. Ihr Wachstum ist weniger als bei normalen Zellen und bisweilen sehr gering, nämlich nur einige Prozente täglich. Das Längenwachstum der Zellen mit einer überflüssigen Chromatophorenmasse ist immer viel stärker als das ihrer chromatophorenärmeren Schwesterzellen und bisweilen sehr bedeutend (Tabelle IV, S. 195).

Die am Schluß dieser Abhandlung sich befindenden Tabellen dienen dazu, verschiedene der obenerwähnten Resultate zu erläutern.

Der Einfluß des Kerns auf das Wachstum der Zellwand äußert sich bisweilen auf eine sehr eigentümliche Weise. Wie oben erwähnt, werden Zellen mit einer überflüssigen Kernmasse dicker. In der Mitte ist anfangs die Erscheinung am stärksten; wenn die Zellen sich aber vermehren, entstehen dickere Fäden, welche eine gleichmäßige Dicke haben. Nun habe ich lokale Verdickungen bei *Spirogyra*-Zellen wahrgenommen, nämlich bei großen ziemlich langen Zellen mit zwei großen Kernen in der Zellachse,

[1]) Zur Physiologie der Zelle. (l. c. S. 14 u. 16.)

Dieselben zeigten an beiden Enden Verdickungen oder Ausdehnungen, welche den Kernen gegenüber am stärksten waren. In der Mitte waren die Zellen bedeutend dünner (Fig. 32 und 33). In diesem Fall hatten die Kerne offenbar Einfluß ausgeübt auf das Dickenwachstum der Zellen.

In anderen Fällen wirken Kern und Chromatophoren zusammen, um ein lokales Dickenwachstum der Zellen zu veranlassen. Ich konnte nämlich oft beobachten, daß, wenn nach dem Zentrifugieren der Kern und die Chromatophoren lange in dem einem Ende der Zelle blieben, die Zelle an diesem Ende dicker wurde, während das andere Ende seine ursprüngliche Dicke beibehielt.

Über die Frage, ob kernlose Protoplasten Zellwand bilden können, ist viel disputiert worden. Nach seinen letzten Untersuchungen hat Palla[1]) wieder die Frage im bejahenden Sinn beantwortet und meiner Ansicht nach hat er seine Meinung auch hinreichend bewiesen. Ich bin denn auch der Ansicht, daß, wenn es gelang, kernlose *Spirogyra*-Zellen unmittelbar nach ihrer Entstehung zu isolieren und am Leben zu halten, auch bei diesen Zellwandbildung stattfinden würde. Es ist jedoch nicht gewiß, daß die angrenzenden kernhaltigen Zellen überhaupt keinen Einfluß auf die Zellwandbildung der kernlosen ausüben können. Mehrmals habe ich beobachtet, daß von einer Reihe zweikerniger Zellen die an die kernlose Zelle grenzende etwas kürzer und dünner war. Ich legte mir die Frage vor, ob das geringe Wachstum der kernlosen Zelle auch auf Kosten der angrenzenden zweikernigen stattfinden könnte, indem die Querscheidewand Nahrungsstoffe durchgehen ließe, und ob man dadurch die fragliche Erscheinung erklären müßte. Ich bemerke jedoch dazu, daß es durchaus nicht unmöglich ist, daß man die Erklärung in einer ganz anderen Richtung suchen muß. Es ist möglich, daß bloß die Tatsache, daß die benachbarte kernlose Zelle nicht in die Dicke wächst, die Erscheinung veranlaßt. Die zweikernigen Zellen streben, dicker zu werden, aber die kernlose Zelle verhindert das Dickewachstum der benachbarten zweikernigen Zelle an dem ihr zugekehrten Ende. Dieselbe wird demzufolge nur an dem entgegengesetzten Ende dicker. Es ist möglich, daß diese Eigentümlichkeit veranlaßt, daß auf irgend eine Weise ein nachteiliger Einfluß auf das Wachstum der Zellwand ausgeübt wird.

Ich kann nicht angeben, auf welche Weise man die obenerwähnte Verschiedenheit der Längen der zweikernigen Zellen erklären muß, aber falls die angrenzenden kernhaltigen Zellen ein wenig Einfluß auf die kernlosen ausüben sollten, so bin ich doch der Meinung, daß die Zellwandbildung in den kernlosen Zellen zunächst auf Rechnung dieser Zellen selbst gestellt werden muß und nicht auf die der angrenzenden, wie aus folgenden Überlegungen hervorgeht:

---

[1]) Über Zellhautbildung kernloser Plasmateile. (l. c.)

Der Entfernung des Kernes von der Zellwand wegen muß man sich seinen Einfluß auf die Zellwandbildung als einen indirekten vorstellen, der darin besteht, daß der Kern Stoffe bildet, oder daß unter dem Einfluß des Kerns Stoffe im Cytoplasma entstehen, welche die Stärke in transportabele Produkte umsetzen und möglicherweise noch auf andere Weise bei der Zellwandbildung beteiligt sind. Weil der Kern einen indirekten Einfluß auf die Zellwandbildung ausübt, so muß man annehmen, daß derselbe in den kernlosen Zellen, wenn diese gebildet werden, nicht sogleich verschwunden ist, ebenso wenig als der Einfluß des Kerns auf die Umsetzung der Stärke. Die Bedingungen für die Zellwandbildung müssen in den kernlosen Zellen anfangs noch vorhanden sein, weil, wenn dieselben entstehen, die obenerwähnten Stoffe und Umwandlungsprodukte der Stärke noch in denselben vorkommen und, wenn sie Chromatophoren enthalten, kommt dazu auch noch Stärke. Demzufolge findet in den kernlosen Zellen in geringem Maße noch Zellwandbildung statt. Aus obigem geht hervor, daß man die Zellwandbildung bei den kernlosen Zellen sehr gut erklären kann, ohne daß man dabei annimmt, daß die kernhaltigen Nachbarzellen bei diesem Prozeß eine Rolle spielen.

Wie ich oben erwähnt habe, findet auch bei den kernlosen Zellen, welche überhaupt keine Chlorophyllbänder und keine Stärke enthalten, Zellwandbildung statt. Man braucht sich darüber nicht zu wundern, weil bei der Entstehung solcher Zellen doch Umsetzungsprodukte der Stärke in ihrem Plasma vorhanden sein müssen. Der Unterschied zwischen diesen kernlosen Zellen und den chromatophorenhaltigen besteht darin, daß in letzteren auch noch ein wenig der Stärke, die in den Chromatophoren vorhanden ist und gebildet wird, verbraucht werden kann. Daß diese Stärke teils in transportable Substanz umgesetzt wird, ist gewiß, aber inwiefern dieselbe auch dem Wachstum der Zellwand zugute kommt, konnte ich nicht bestimmen. Im Allgemeinen konnte ich wenigstens zwischen den kernlosen Zellen ohne Chromatophoren und denen mit einer geringen Chromatophorenmasse keine Verschiedenheit im Wachstum konstatieren.

Ob der Einfluß des Kerns auf das Wachstum der Zellwand nur darin besteht, daß der Kern Stoffe produziert, welche die Stärke in Baumaterialien für die Zellwand umsetzen, oder ob der Kern noch auf eine andere Weise an der Zellwandbildung beteiligt ist, nämlich ob er auch die Entstehung von Stoffen veranlaßt, welche die Umwandlung der Umsetzungsprodukte der Stärke in Zellwandsubstanz vermitteln, kann ich nicht entscheiden. Im Zusammenhang hiermit erwähne ich Folgendes: Wenn der Kern nur Einfluß hat auf die Umsetzung der Stärke in transportabele Produkten, so würde man erwarten müssen, daß das Wachstum der chromatophorenhaltigen kernlosen Zellen, in welchen noch Stärke produziert und umgesetzt wird, stärker als das der chromatophorenfreien wäre, und um so mehr lag solches auf der Hand, weil infolge der Umsetzung der Stärke der Turgor zunehmen muß. Das Wachstum der chromatophorenhaltigen Zellen ist aber durchaus nicht immer stärker als

das der chromatophorenfreien. Die Umsetzung der Stärke in den kernlosen Zellen scheint im Allgemeinen der Zellwandbildung nicht zugute zu kommen. Aus diesem Grunde würde man schließen können, daß der Kern auch noch auf eine andere Weise an der Zellwandbildung beteiligt ist und daß sein Mangel demzufolge bei beiderlei kernlosen Zellen eine ungefähr gleich große Verzögerung im Wachstum veranlaßt. Weitere Untersuchungen sind zur Lösung dieser Frage erforderlich.

Früher habe ich[1]) nachgewiesen, daß man sich bei *Spirogyra* vom Wachstum der Zellwand keine Vorstellung bilden kann, ohne anzunehmen, daß die Apposition bei demselben eine bedeutende Rolle spielt. Nach jeder Zellteilung bildet sich in jeder Tochterzelle durch Apposition eine neue Wand. Dieselbe legt sich an die neue Querwand und die alte Zellwand. Sie umgibt den ganzen Protoplast. Sie nimmt an Dicke zu und es zeigt sich, daß sie aus dünnen Schichten zusammengesetzt ist. Wahrscheinlich sind diese Schichtchen, jedes an und für sich, durch Apposition entstanden.

Wenn man nun auch, um bei *Spirogyra* das Wachstum der Zellwand zu erklären, die Apposition nicht entbehren kann, so kommt es mir doch wahrscheinlich vor, daß auch die Intussusception beim Wachstum eine Rolle spielt. Einige Beobachtungen, z. B. die über lokale Ausdehnungen von *Spirogyra*-Zellen, lassen sich nach meiner Meinung besser in Einklang bringen mit einem Wachstum durch Intussusception als mit einem ausschließlichen Appositionswachstum.

Während des Wachstums der Zellwand finden chemische Modifikationen der schon gebildeten Zellwandschichten statt. Die ältere Zellwand verhält sich nämlich verschiedenen Reagentien gegenüber anders als die jüngere, an das Lumen stoßende.

Was man bei kopulierenden Zellen beobachtet, nämlich die Entstehung eines Verbindungskanals zwischen zwei Zellen, ist eine Erscheinung, die gewiß auch mit einer lokalen Modifikation und Dissoziation der Zellwand verbunden ist. Bisweilen beobachtet man bei *Spirogyra*-Fäden, welche sich unter ungünstigen Bedingungen befinden, ein Auseinanderfallen in die einzelnen Zellen. Diese Erscheinung steht gewiß auch in Verbindung mit einer Dissoziation der Zellwand, speziell der älteren Schichten.

Bei älteren kernlosen Zellen habe ich eine Erscheinung wahrgenommen, die auch mit einer Modifikation und Auflösung der Zellwand verbunden schien. Wie ich erwähnt habe, ist die Querwand, welche die kernlose Zelle und die zweikernige von einander trennt, in der Mitte etwas dünner. Es scheint, daß bei älteren kernlosen Zellen der Verschluß bisweilen nicht mehr vollständig ist. Mehrmals habe ich beobachten können, daß ein oder mehrere Chlorophyllbänder der angrenzenden zweikernigen Zelle am Rande des

---

[1]) Over wandvorming bij kernlooze cellen. (l. c. S. 11 u. 12.)

dünneren zentralen Zellwandteils in die kernlose Zelle hineindrängten. Bisweilen konnte ich eine Verminderung der Stärke der hineingedrängten Chlorophyllbandstücke wahrnehmen. Ich konnte nicht bemerken, daß das Hineindrängen der Chromatophoren ein erneuertes Wachstum der kernlosen Zellen zur Folge hatte. Nach ein paar Wochen hatten sie noch dieselbe Länge.

Hier unten folgen ein paar Mitteilungen über den Turgor in Verbindung mit dem Wachstum der Zellwand. Bei *Spirogyra* spielt der Turgor beim Flächenwachstum gewiß eine bedeutende Rolle, aber ohne Mitwirkung anderer Faktoren kann derselbe keine bedeutende Modifikationen in der Form der Zellen zu Wege bringen.

Wenn z. B. eine *Spirogyra*-Zelle stirbt, wachsen die angrenzenden Zellen stark aus; der Turgor ist in diesem Fall ein bedeutender Faktor, aber die Ursache des stärkeren Flächenwachstums ist die Aufhebung eines äußeren Druckes gegen die Querwände, welche der zu Grunde gegangenen Zelle zugekehrt sind.

Wenn man eine Abänderung in der Zufuhr von Baumaterialien für die Zellwand zu Wege bringt, nämlich wenn man durch Zentrifugieren den Kern und die Chromatophoren nach dem einen Ende der Zelle treibt, so beobachtet man, daß da, wo die Zufuhr am größten ist, das Flächenwachstum am stärksten ist, was die Bildung lokaler Ausdehnungen der Zellen veranlaßt. Es versteht sich, daß auch in diesem Fall der Turgor beim Flächenwachstum eine Rolle spielt, aber die Ursache des Entstehens der Ausdehnungen ist die größere Zufuhr von Baumaterialien.

Wie aus obigen Beispielen hervorgeht, kann bei einer Zelle das Flächenwachstum an verschiedenen Stellen einer Zelle ungleich sein, obgleich der Turgor doch derselbe ist. Unten werde ich noch einige Beobachtungen mitteilen, aus welchen folgt, daß bei verschiedenen Zellen das Maß des Flächenwachstums keineswegs in geradem Verhältnis zur Größe des Turgors steht.

Über den Einfluß des Kernes auf den Turgor.

Wie bekannt, gibt bei *Spirogyra* die Stellung der Querwände an, ob bei einer Zelle der Turgor sich bedeutend vermindert oder zugenommen hat. Bei einer Zelle, deren Turgor größer ist als der ihrer Nachbarzellen, sind die Querwände nach außen gebogen, im entgegengesetzten Falle einwärts.

Gerassimoff[1]) hat schon bemerkt, daß in kernlosen Zellen unmittelbar nach ihrer Entstehung anfangs eine Zunahme des Turgors stattfindet. Über den Turgor in den kernlosen Zellen kann ich jetzt mitteilen, daß ich nicht immer eine anfängliche Zunahme des Turgors beobachtete. Bei den kernlosen Zellen, welche unmittelbar oder höchstens zwei Tage nach dem Zentrifugieren entstanden und keine oder nur eine geringe Chromatophorenmasse enthielten, konnte ich nur eine Abnahme des Turgors beobachten.

---

[1]) Über den Einfluß des Kernes auf das Wachstum der Zelle. (l. c. S. 194 und 195.) Zur Physiol. d. Zelle. (l. c. S. 7.)

Bei den kernlosen Zellen, welche später entstanden und reichlich mit Chromatophoren versehen waren, konnte ich dagegen wohl anfangs eine Zunahme des Turgors wahrnehmen, wie auch bei kernlosen Zellen, welche scheinbar zufällig, nicht dem Zentrifugieren zufolge, entstanden waren und auch reichlich Chromatophoren enthielten. Später nahm auch bei den chromatophorenreicheren kernlosen Zellen der Turgor ab, wie es schließlich bei allen abnormalen und kränklichen Zellen, die sich nicht vermehren können, stattfindet. Er wird geringer als in den normalen Zellen und demzufolge werden die Querwände einwärts gebogen.

Dieser Unterschied des Turgors bei den kernlosen Zellen ist in Verbindung mit anderen Erscheinungen wohl der Beachtung wert. Wie oben erwähnt, ist sowohl das Wachstum der chromatophorenreicheren kernlosen Zellen als auch der chromatophorenfreien und -armen gering. Im allgemeinen konnte ich nicht feststellen, daß das Wachstum der chromatophorenhaltigen Zellen stärker war als das der chromatophorenfreien, obgleich bei ersteren Stärke vorhanden war, produziert wurde und auch Umsetzung derselben stattfand. Aus obigem geht hervor, daß das Wachstum in keinem geraden Verhältnis zur Größe des Turgors steht. Ich habe schon darauf hingewiesen, daß es fraglich ist, ob die größere Menge Umwandlungsprodukte der Stärke in den chromatophorenhaltigen Zellen wohl dem Wachstum der Zellwand zu Gute kommt. Die Produktion von Stoffen, welche den Turgor veranlassen, nimmt bei den letztgenannten Zellen anfangs offenbar nicht so schnell ab als das Wachstum der Zellwand. Demzufolge findet Turgorzunahme statt, welche wahrscheinlich durch eine Vermehrung der Umwandlungsprodukte der Stärke zuwege gebracht wird. Jedenfalls geht aus obigem hervor, daß, wenn das Wachstum durch den Mangel des Kernes plötzlich sehr gering wird, der Turgor zunimmt, im Fall die Umsetzung der Stärke von nicht zu geringer Bedeutung ist. Demgemäß muß, wenn bei Anwesenheit des Kernes die Umwandlung der Stärke plötzlich stark abnimmt, der Turgor schwächer werden. Das ist denn auch der Fall. So konnte ich nach der Bildung kernhaltiger chromatophorenärmerer Zellen fast immer in denselben eine Abnahme des Turgors beobachten.

Oben habe ich schon darauf hingewiesen, daß das Flächenwachstum der Zellwand keineswegs in geradem Verhältnis zur Größe des Turgors steht. Es zeigte sich sogar, daß eine Zunahme des Turgors oft als eine Erscheinung betrachtet werden muß, welche auf einen Krankheitszustand deutet. Die Biegung der Querwände nach außen war für mich oft die erste Andeutung, daß eine Zelle kränklich war. Bei weiterer Untersuchung zeigte es sich dann, daß die Zelle in ihrem Wachstum gestört war, und daß allmählich auch andere Krankheitserscheinungen, wie z. B. eine starke Stärkevermehrung, auftraten, bis endlich die Zelle starb. Es kommt mir wahrscheinlich vor, daß in solchen Zellen infolge der Störung des Membranwachstums ein Überfluß an Umsetzungsprodukten der Stärke entsteht, wodurch die Turgorzunahme veranlaßt wird.

Auf Grund der obenerwähnten Beobachtungen bin ich der Ansicht, daß bei *Spirogyra* verschiedene Faktoren großen Einfluß auf die Größe des Turgors ausüben, nämlich die Stärkeproduktion der Chromatophoren, die Bildung von Umwandlungsprodukten der Stärke, welche von der Tätigkeit des Kernes abhängig ist, und das Wachstum der Zellwand, welches durchaus nicht immer im geraden Verhältnis zur Größe des Turgors steht, und das, wie ich erwähnt habe, wahrscheinlich nicht nur dadurch vom Kern beeinflußt wird, daß derselbe die Umsetzung der Stärke vermittelt, sondern auch noch auf andere Weise.

Über die Entwicklung der Chromatophoren.

Auf Grund seiner Resultate bei Zellen mit einem Überfluß an Kernmasse und kernlosen Zellen nimmt Gerassimoff[1]) an, daß die Entwicklung der Chlorophyllbänder und die Chlorophyllbildung von der Tätigkeit des Kerns abhängig sind. Nach Gerassimoff[2]) behalten die Chlorophyllbänder in einigen kernlosen Zellen die Regelmäßigkeit ihrer Anordnung bis zum Absterben der Zellen bei; in anderen findet eine Störung dieser Regelmäßigkeit statt. Ihre Umrisse werden einfacher und weniger deutlich und ihre Färbung wird gewöhnlich schwächer. Das Chlorophyll bildet sich anscheinend entweder nicht, oder es bildet sich in geringerer Menge als es zerfällt.

Der genannte Autor mußte sich bei der Untersuchung kernloser Zellen beschränken auf Zellen mit einer normalen Chromatophorenmasse. Weil ich jetzt auch über kernlose Zellen mit einer sehr geringen Chromatophorenmasse verfügte, so kam es mir erwünscht vor, das Verhalten der Chromatophoren auch bei solchen Zellen zu studieren.

Vorher werde ich die Entwicklung der Chlorophyllbänder in normalen Zellen kurz besprechen. Je nachdem die Zellen wachsen, werden auch die Chlorophyllbänder länger und wird die Anzahl der Pyrenoide größer. Nach Strasburger[3]) finden letztere sich überall, wo die Verzweigungen der Aufhängefäden enden und bisweilen auch an anderen Stellen in den Chlorophyllbändern. Nach Strasburger entstehen neue Pyrenoide zwischen den schon vorhandenen. Anfangs sind sie sehr klein; bald werden sie größer und umgeben sich mit Stärke. Schmitz[4]) und Chmielevsky[5]) sind der Ansicht, daß die Pyrenoide sich durch Teilung vermehren. Strasburger bemerkt darüber, daß entsprechende Mittelformen an fixierten Präparaten leicht zu finden sind, doch daß der Vorgang im Leben noch nicht beobachtet worden ist.

---

[1]) l. c. und Über die Lage und die Funktion des Zellkerns. (l. c. S. 247.) Die Abhängigkeit der Größe der Zelle von der Menge ihrer Kernmasse. (l. c. S. 248.)

[2]) Zur Physiologie der Zelle. S. 8 und 9.

[3]) Über Kern- und Zellteilung. 1888. S. 25 u. 26.

[4]) Die Chromatophoren der Algen. Bonn 1882. S. 77.

[5]) Über Bau und Vermehrung der Pyrenoide bei einigen Algen. 1896 (Ref. Botan. Zentralbl. 69. S. 277.)

Meine eigenen Beobachtungen über die Entwicklung der Pyrenoide bei *Spirogyra* sind mit denen Strasburger's im Einklang. Das erste Auftreten der Pyrenoide verrät sich durch die Erscheinung von etwas helleren Fleckchen in den Chromatophoren. Wenn man die Chlorophyllbänder mit den Pyrenoiden abzeichnet und am folgenden Tage die Zeichnungen mit den Objekten vergleicht und solches täglich wiederholt, so kann man konstatieren, daß zwischen den vorhandenen Pyrenoiden an den Stellen, wo sich die hellen Fleckchen befinden, neue Pyrenoide entstehen. Bisweilen entstehen zwei Pyrenoide nahe beieinander oder ein neues in der Nähe eines alten. In solchen Fällen findet man später, wenn die neuen Pyrenoide größer geworden sind, zwei Pyrenoide zusammengeschmiegt. Derartige Zustände können zu der Meinung, daß die Pyrenoide durch Teilung sich vermehren, Veranlassung geben.

Kernlose Zellen mit einer sehr geringen Chromatophorenmasse zeigen nicht immer dieselben Erscheinungen, die man bei kernlosen Zellen mit einer größeren Chromatophorenmasse beobachtet. Bei kernlosen Zellen, welche unmittelbar oder kurz nach dem Zentrifugieren entstanden waren und nur ein oder ein paar kleine Stückchen Chlorophyllband erhalten hatten, bemerkte ich, daß die Stärkemenge weniger wurde und zuletzt ganz verschwand und daß die Stückchen Chlorophyllband sich zu einem oder mehreren grünen Körpern zusammenzogen. In kernlosen Zellen, welche bei ihrer Entstehung ziemlich viel Chlorophyllbänder bekommen hatten, beobachtete ich immer eine bedeutende Stärkevermehrung. Außer den obenerwähnten Fällen kommen noch andere vor, in welchen die Chromatophorenmasse anfangs auch gering ist, doch die Stückchen Chlorophyllband lange ihr gewöhnliches Aussehen beibehalten. Es bildet sich kein Überfluß an Stärke und die vorhandene Menge verschwindet auch nicht ganz. Nur beobachtete ich bisweilen anfangs eine vorübergehende Verminderung. Die Stückchen Chlorophyllband behalten auch ihre ursprüngliche Breite, ihre ausgerandeten Umrisse und ihre normale grüne Farbe.

Ich legte mir die Frage vor, ob die Stückchen Chlorophyllband in den kernlosen Zellen unverändert blieben, oder ob sie vielleicht fähig waren, zu wachsen. Zur Beantwortung dieser Frage untersuchte ich täglich während einiger Wochen kernlose Zellen, welche nur wenig Chlorophyllband enthielten. Ich kam dabei zu dem Resultate, daß kleine Stückchen Chlorophyllband mit einem oder mehreren Stärkeherden in kernlosen Zellen sich zu ziemlich langen Bändern entwickeln konnten, welche ein vollkommen normales Aussehen hatten. Ein einzelnes Mal fand ich, daß dabei eine Verzweigung stattfand. Das Wachstum der Stückchen Chlorophyllband und die Vermehrung der Pyrenoide gehen auf dieselbe Weise vor sich, wie ich bei normalen Zellen fand. Die neuen Pyrenoide entstehen zwischen den vorhandenen und solches findet statt, während der Kern und die Aufhängefäden, welche von demselben nach den Chlorophyllbändern laufen, fehlen.

Zur Erläuterung des Obenerwähnten teile ich die folgenden Einzelheiten mit: Eine kernlose Zelle, welche am 1. September

entstanden war, enthielt zwei Stückchen Chlorophyllband mit einem und drei Pyrenoiden. Am 4. September enthielten die beiden Chromatophoren zwei und drei Pyrenoiden, aber die Stärkemenge um dieselben war weniger als unmittelbar nach dem Zentrifugieren. Am 7. September enthielten die Chromatophoren drei und vier Pyrenoide und war die Stärkemenge um dieselben wieder größer geworden. Am 13. September (Fig. 34, *c* und Fig. 35, *c*) war die Zahl der Pyrenoide sieben und acht und am 21. September enthielt jedes Chromatophor 13 oder mehr derselben. Die Zahl konnte ich nicht genau bestimmen, weil die Chlorophyllbänder, welche in demselben Maße länger geworden waren als die Zahl ihrer Pyrenoide größer, jetzt so lang waren, daß sie in der Zelle in schiefer Richtung der Längswand entlang mehr als einen halben Umlauf machten. In einer andern kernlosen Zelle, welche auch am 1. September entstanden war, befanden sich auch zwei Stückchen Chlorophyllband mit einem und drei Pyrenoiden; am 16. September waren letztere drei und neun an der Zahl. Eine andere am 1. September gebildete kernlose Zelle enthielt anfangs ein Stückchen Chlorophyllband mit einem Pyrenoid. Am 9. September enthielt das Chromatophor vier, am 10. fünf, am 12. sechs, am 16. sieben, am 30. acht und am 2. Oktober zehn Pyrenoide. Nach einem Monat kann deshalb die Zahl der Pyrenoide noch zunehmen.

Wie bekannt, gehen die kernlosen Zellen nach einigen Wochen zu Grunde. Es versteht sich, daß die normale Entwickelung der Chlorophyllbänder innerhalb dieser Zeit aufhört. Die Erscheinungen, die dann auftreten, sind nicht immer dieselben. Bald verschwindet die vorhandene Stärke ganz, bald findet eine starke Vermehrung der Stärke statt. In einigen Fällen nimmt deshalb die Stärkebildung früher ab als der Verbrauch an Stärke; in andern Fällen ist es gerade umgekehrt. Die Chlorophyllbänder erblassen oft; ihre ausgebreiteten Ränder verschwinden; es entstehen Blasen in denselben und zuletzt ziehen sie sich zu blasigen Massen zusammen. Wie in kernhaltigen chromatophorenarmen Zellen, kann die Stärke in kernlosen Zellen, welche nur eine sehr geringe Chromatophorenmasse enthalten, ganz verschwinden. Wenn die kernlosen Zellen eine ziemlich große Chromatophorenmasse enthalten, verschwindet bisweilen die Stärke auch, welche im Anfang im Überfluß gebildet worden ist.

Während Gerassimoff auf Grund seiner Untersuchungen der Ansicht ist, daß die Entwicklung der Chromatophoren und die Chlorophyllbildung von der Tätigkeit des Kerns abhängig sind, geht aus obigen Mitteilungen hervor, daß kleine Stückchen der Chromatophoren in kernlosen Zellen oft noch sehr lange wachsen, während sie ihre Farbe ungeschwächt beibehalten und Pyrenoide bilden. Man würde aus obigem schließen können, daß die Chromatophoren hinsichtlich des Kerns eine gewisse Selbständigkeit besitzen. Dennoch muß man vorsichtig sein, um einen derartigen Schluß zu ziehen. Wenn nämlich eine kernlose Zelle entsteht, so ist damit der Einfluß des Kerns der vormaligen Mutterzelle auf den Protoplast der kernlosen Zelle nicht sofort aufgehoben. Letztere enthält Körper,

welche unter dem Einfluß des Kerns der Mutterzelle gebildet worden sind oder durch denselben abgesondert sind. Der Kern übt z. B. großen Einfluß aus auf den Verbrauch an Stärke und doch kann dieser Prozeß in den kernlosen Zellen noch einige Wochen nach ihrer Entstehung stattfinden. Weiter muß man darauf aufmerksam sein, daß die Stückchen der Chromatophoren, welche sich so sehr entwickeln können, anfangs sehr klein sind und daß der Einfluß des Protoplasten auf ihre Entwicklung deshalb verhältnismäßig groß ist.

Über die Bildung der Stärke.

Wie bekannt, wird bei *Spirogyra* die Stärke unter dem Einfluß des Lichts in den Chromatophoren gebildet und es hat sich gezeigt, daß chromatophorenfreie *Spirogyra*-Zellen keine Stärke bilden können. Weiter hat es sich gezeigt, daß, wenn der Verbrauch an Stärke durch irgend eine Ursache vermindert wird oder aufhört, sich eine große Menge derselben in den Chromatophoren anhäuft. Solches kann man stets in kernlosen Zellen beobachten, wenn wenigstens die Chromatophorenmasse nicht zu gering ist. Auch in kernlosen Zellen, die anfangs eine geringe Chromatophorenmasse haben, kann nach einigen Wochen, wenn der Verbrauch an Stärke aufhört, noch ein Überfluß derselben gebildet werden. Während der Verbrauch an Stärke sehr abhängig ist von der Tätigkeit des Kerns, so kann man nicht behaupten, daß solches auch für die Stärkebildung gilt. Die oben angeführten Tatsachen weisen vielmehr darauf hin, daß die Chromatophoren bei ihrer Tätigkeit, um Stärke zu bilden, nicht unmittelbar durch den Kern beeinflußt werden. Aus den bei *Spirogyra* gemachten Beobachtungen würde man solches wenigstens schließen können. Dazu muß ich aber bemerken, daß Klebs[1]) bei *Funaria hygrometrica* zu einem andern Resultat gelangte. Er konnte nämlich in kernfreien Plasmaportionen dieser Pflanze, durch Plasmolyse erhalten, keine Stärkebildung beobachten.

Es versteht sich, daß auch bei *Spirogyra* in den kernlosen Zellen die Stärkebildung zuletzt aufhören muß, weil die Zellen nicht am Leben bleiben können. Bevor sie sterben, hören natürlich nacheinander die verschiedenen Lebensprozesse auf. Die Stärkebildung ist ein Prozeß, der in den kernlosen Zellen verhältnismäßig lange fortdauern kann. In kernlosen Zellen, welche einen Monat alt sind, können in den Chromatophoren noch Pyrenoide gebildet werden, während später die Stärkemenge noch bedeutend zunehmen kann.

Über die Bildung von Fett.

In *Spirogyra*-Zellen kommt kein oder nur wenig Fett vor, ausgenommen in den kopulierenden Zellen und in den Zygosporen. Bei der Untersuchung der kernlosen Zellen, sowohl der chromatophorenfreien als der chromatophorenhaltigen, wurde meine Auf-

[1]) Über den Einfluß des Kerns in der Zelle. (l. c. S. 167.)

merksamkeit gerichtet auf die vielen größeren und kleineren lichtbrechenden Kügelchen, welche im Plasma gebildet wurden (Fig. 36—46, *f*, Fig. 51, *f*). Mit Alkannatinktur und Sudan III wurden diese Kügelchen intensiv rot gefärbt, mit Jod braun und mit Osmiumsäure schwarzbraun. In Alkohol sind sie löslich und auch durch Erwärmen mit Kalilauge werden sie gelöst. Das Verhalten Reagentien, Färbungs- und Lösungsmitteln gegenüber deutet darauf hin, daß die Kügelchen aus Fett bestehen.

Über Gerbstoffreaktionen in kernlosen Zellen.

Wie bekannt, kann man bei *Spirogyra* mittels einer fünf- oder zehnprozentigen Salpeterlösung abnormale Plasmolyse hervorrufen und dann mit verschiedenen Reagentien in der zusammengezogenen Vacuole den Gerbstoff nachweisen. Die Gerbstoffreaktionen in kernlosen Zellen sind denen, die man in normalen Zellen beobachtet, ähnlich. Durch Hinzufügung von etwas Eisenchloridlösung zu der Salpeterlösung wird der Inhalt der kontrahierten Vacuolen blau gefärbt. Osmiumsäure, auf dieselbe Weise hinzugefügt, verursacht in den Vacuolen einen schwarzen körnigen Niederschlag. Es zeigte sich, daß die Vanadinsäure, die ich als Natriumvanadat anwendete, ein nicht weniger schönes Reagens auf Gerbstoff war als die Osmiumsäure. Nachdem ich mit einer zehnprozentigen Salpeterlösung abnormale Plasmolyse hervorgerufen hatte, fügte ich eine Salpeterlösung, in welcher etwas Natriumvanadat gelöst war, hinzu; in der kontrahierten Vacuole entstand darauf ein schwärzlicher Niederschlag. Man kann auch sofort eine Natriumvanadinat enthaltende Salpeterlösung anwenden und auch eine zehnprozentige Lösung von Natriumvanadat ohne Kaliumnitrat. Zwischen kernlosen Zellen, welche gerade entstanden waren und älteren kernlosen Zellen konnte ich, was die Stärke der Gerbstoffreaktionen betraf, keinen Unterschied beobachten. Wenn neben einer großen Vacuole auch kleine Vacuolen vorkommen, wie allgemein in kernlosen Zellen, welche einige Wochen alt sind, der Fall ist, so zeigen auch letztere die verschiedenen Gerbstoffreaktionen. Aus diesem Resultate würde man in Verbindung mit andern Resultaten, die ich später erörtern werde, schließen können, daß wahrscheinlich auch in kernlosen Zellen Gerbstoff gebildet werden kann.

Über die Vermehrung des Plasmas in kernlosen Zellen.

Weil bei den kernlosen Zellen Wachstum der Zellwand, Wachstum der Chromatophoren, Vermehrung der Stärke und Bildung von Fett stattfinden, so braucht man sich nicht darüber zu wundern, daß auch die Plasmamasse in solchen Zellen zunimmt. Nach einigen Wochen konnte ich denn auch eine bedeutende Vermehrung des Plasmas, sowohl bei den chromatophorenfreien als bei den chromatophorenhaltigen kernlosen Zellen, feststellen. Der

Überfluß an Plasma sammelte sich besonders an einer der Querwände an, wo es gewöhnlich einen großen Haufen bildete, welche zahlreiche Fettkügelchen einschloß (Fig. 36—46, *f*).

Über die Bewegung des Plasmas in kernlosen Zellen.

Wie bekannt, kann man bei *Spirogyra* Plasmaströmungen in dem wandständigen Plasma und in den Aufhängefäden beobachten. Diese Bewegungen sind zwar deutlich sichtbar, aber doch langsam. Wenn man acht gibt auf die Lebensprozesse, welche in den kernlosen Zellen vor sich gehen, so darf man erwarten, daß in diesen Zellen auch Plasmaströmungen vorkommen. Schon hat Gerassimoff[1]) bei kernlosen *Spirogyra*-Zellen solche Strömungen wahrgenommen, während andere Untersucher bei kernlosen Protoplasten anderer Pflanzen beobachten konnten, daß die Plasmaströmungen noch einige Zeit fortdauerten. Auf Grund derartiger Beobachtungen hat man angenommen, daß die Anwesenheit eines Kerns für solche Bewegungen kein Bedürfnis ist.

Über die Frage, ob der Kern Einfluß ausübt auf die Bewegung, sind die Meinungen verschieden. Verworm[2]), der Versuche bei Rhizopoden und Ciliaten angestellt hat, ist der Ansicht, daß die Bewegung des Plasma nicht durch den Kern beeinflußt wird. Hofer[3]), der Amoeben untersuchte, nimmt dagegen an, daß der Kern einen unmittelbaren Einfluß auf die Bewegung ausübt und daß die Aufhebung des Kerneinflusses wahrscheinlich einen Verlust der Steuerung in der bewegenden Kraft zur Folge hat. Soviel ich weiß, wird nirgends einer bedeutenden Zunahme an Intensität der Bewegung Erwähnung getan. Diese Erscheinung nun habe ich bei kernlosen *Spirogyra*-Zellen sehr deutlich beobachten können. Oft habe ich in solchen Zellen, sowohl in chromatophorenfreien als in chromotophorenhaltigen, breite sehr kräftige Plasmaströme gesehen, welche der Wand entlang sich fortbewegten. Schon einige Tage nach ihrer Entstehung konnte ich in den kernlosen Zellen solche Ströme wahrnehmen. Die Erscheinung dauert sehr lange, denn nach einem Monat war sie bisweilen noch sehr deutlich wahrnehmbar. Was die Geschwindigkeit der Plasmaströme anbetrifft, so bemerke ich, daß ich feststellen konnte, daß ein Fettkügelchen mit einem Plasmastrom in drei Minuten und ein paar Sekunden der Längswand entlang einmal in der Zelle herumgeführt wurde. Wenn zuletzt das Plasma in den kernlosen Zellen bedeutende Änderungen erleidet, so wird die Bewegung desselben allmählich schwächer. Auf Grund meiner bei *Spirogyra* gemachten Erfahrungen nehme ich an, daß die Bewegungen des Plasmas durch die Abwesenheit des Kerns nicht unmittelbar geschwächt werden.

---

[1]) Über die kernlosen Zellen bei einigen Konjugaten. (Bullet. d. l. Soc. Imp. d. Nat. d. Moscou. 1892. S. 109.)

[2]) Psycho-physiol. Protistenstudien. Jena 1889.

[3]) Untersuch. über den Einfluß des Kerns auf das Protoplasma. (Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. Bd. 24. N. F. Bd. 17. 1890. S. 105.)

Zusammenfassung und allgemeine Betrachtungen.

Die Hauptergebnisse, welche ich bei meinen Untersuchungen über die Wechselbeziehungen zwischen dem Kern und den verschiedenen Lebensprozessen erhielt, habe ich in den folgenden zehn Sätzen zusammengefaßt:

1. Der Kern übt schon vor der Karyokinese Einfluß auf die Stelle aus, wo die Querwandbildung anfangen wird.

2. Der Stärkeverbrauch ist abhängig von der Funktion des Kerns, der einen Stoff absondert oder unter dessen Einfluß im Plasma ein Stoff gebildet wird, der die Umsetzung der Stärke veranlaßt. Wenn kernlose Zellen entstehen, geht ein Teil des obenerwähnten Stoffes in dieselben über und demzufolge findet in denselben eine geringe Umsetzung von Stärke statt.

3. Die Zellwandbildung wird sehr durch die Funktion des Kerns beeinflußt, weil der Kern Stoffe absondert, oder weil unter dessen Einfluß im Plasma Stoffe entstehen, welche durch Umsetzung der Stärke Baumaterialien für die Zellwand liefern und vielleicht sich auch noch auf eine andere Weise bei der Zellwandbildung beteiligen. Die geringe Zellwandbildung bei kernlosen Zellen, kann man dadurch erklären, daß ein Teil dieser Stoffe, wenn kernlose Zellen entstehen, in dieselben übergeht.

4. Auf den Turgor übt der Kern wenigstens einen indirekten Einfluß aus, indem derselbe auch von Prozessen abhängig ist, welche durch den Kern beeinflußt werden, wie z. B. von der Umsetzung der Stärke und von dem Wachstum der Zellwand.

5. Die Chromatophoren scheinen hinsichtlich des Kerns eine gewisse Selbständigkeit zu besitzen. Kleine Stückchen der Chromatophoren können in kernlosen Zellen sehr lange wachsen, ihre Farbe ungeschwächt beibehalten und Pyrenoide bilden. Die *Spirogyra*-Zellen können die Chromatophoren ebenso wenig als den Kern entbehren. Zellen ohne Chromatophoren müssen, ohne sich zu vermehren, zu Grunde gehen.

6. Die Stärkebildung in den Chromatophoren wird nicht unmittelbar durch den Kern beeinflußt.

7. In kernlosen Zellen kann Bildung von Fett stattfinden.

8. Obgleich die Gerbstoffreaktionen in kernlosen Zellen sich nicht stärker zeigen als in normalen Zellen, kann wahrscheinlich auch in den erstgenannten Bildung von Gerbstoff stattfinden.

9. In kernlosen Zellen kann das Plasma sich vermehren.

10. Durch die Abwesenheit des Kerns werden die Plasmabewegungen nicht unmittelbar geschwächt. In kernlosen Zellen kann das Plasma bedeutend schneller strömen als in normalen.

Wenn man acht gibt auf den Einfluß des Kerns auf die verschiedenen Lebensprozesse, welche man in einer Spirogyrazelle beobachtet, so kommt man im Allgemeinen zu dem Schluß, daß alle Lebensprozesse mehr oder weniger, es sei mehr direkt oder indirekt, von der Tätigkeit des Kerns abhängig sind, denn bei Abwesenheit des Kerns hören alle Lebensprozesse nach einander auf und tritt nach einiger Zeit der Tod ein.

Daß bei der Tätigkeit des Kerns der eine Prozeß mehr direkt und der andere indirekt beeinflußt wird, zeigt sich bei der Untersuchung kernloser Zellen mit und ohne Chromatophoren und anderer abnormaler Zellen. In den kernlosen Zellen dauern anfangs alle Prozesse, welche im Bereiche der Wahrnehmung fallen, kürzere oder längere Zeit fort. Selbst mit den Prozessen, welche von der Tätigkeit des Kerns sehr abhängig sind, ist solches der Fall, wie z. B. mit dem Stärkeverbrauch und dem Wachstum der Zellwand. Man kann dieses erklären, wenn man annimmt, daß bei der Entstehung einer kernlosen Zelle der Einfluß des Kerns der Mutterzelle nicht auf einmal aufgehoben wird. Um z. B. den Stärkeverbrauch zu erklären, ist man wohl gezwungen anzunehmen, daß im Plasma eine Substanz durch den Kern abgeschieden wird oder unter dem Einfluß des Kerns im Plasma entsteht, die eine Rolle spielt bei der Umsetzung der Stärke. Bei der Entstehung einer kernlosen Zelle bekommt dieselbe einen Teil dieser Substanz, was erklärt, daß in der kernlosen Zelle der Verbrauch an Stärke nicht sofort aufhört.

Die Querwandbildung ist der einzige Prozeß, den man nur in kernhaltigen Zellen beobachtet. Doch gibt es eine Analogie zwischen diesem Prozeß und den anderen Prozessen. In beiden Fällen zeigte es sich, daß, wenn der Kern der Sphäre seines Einflusses entzogen wird, dieser Einfluß nicht zugleich verschwindet. Wenn der Kern durch Zentrifugieren von seiner Stelle gerückt wird und bald nachher Karyokinese auftritt, so bildet sich die neue Querwand doch in der Mitte der Zelle, also an der normalen Stelle. Das kommt daher, daß der Kern schon vor der Karyokinese Einfluß auf die Stelle ausübt, wo die Querwandbildung anfangen wird und bei der Verrückung des Kerns dieser Einfluß nicht sogleich ausgeglichen ist, ebenso wenig als die Stoffe, welche der Kern absondert oder welche unter dessen Einfluß entstehen, sofort aus dem Plasma kernloser Zellen verschwunden sind, wenn solche entstehen.

Die verschiedenen Prozesse, welche man in einer Spirogyrazelle beobachtet, stehen alle miteinander in Verbindung. Für das Wachstum der Zellwand muß zuerst Stärke in flüssige Substanz umgesetzt werden und dann in Zellwandstoff. Falls das Wachstum ungestört vor sich gehen soll, so muß in den Chromatophoren auch die Stärkeproduktion ausreichen. Wenn ein Prozeß, z. B. das Wachstum der Zellwand, gestört wird, so beobachtet man bald auch andere Abweichungen, wie eine übermäßige Ansammlung von Stärke und eine Vermehrung des Turgors.

Wenn in dem Protoplast ein so wichtiges Element wie der Kern fehlt, das eine so bedeutende Rolle spielt, wie unter anderem es sich zeigt bei der Verarbeitung der Stärke, so versteht es sich, daß die verschiedenen Lebensverrichtungen nur sehr schwach fortdauern können. Bei dem einen Prozeß äußert sich solches aber in stärkerem Maße als bei dem andern; bei dem Stärkeverbrauch und bei dem Wachstum der Zellwand läßt sich der Mangel des Kerns sogleich stark fühlen, während die Chromatophoren, welche

hinsichtlich des Kernes eine gewisse Selbständigkeit zeigen, noch lange fortfahren können, Stärke zu produzieren. Allmählich hören nacheinander alle Lebensverrichtungen auf. Zuletzt sieht man noch, daß beim verminderten Turgor das modifizierte Plasma sich nur sehr träge in der Zelle bewegt, bis endlich der Tod eintritt.

Am Schluß dieses Abschnitts bemerke ich, daß ich den Untersuchungen über die Wechselbeziehungen gern eine größere Ausdehnung gegeben hätte, daß ich aber zu meinem Bedauern im Jahre 1905 gezwungen war, sie abzubrechen. Wäre solches nicht der Fall gewesen, so hätte ich zumal noch Untersuchungen über den Einfluß des Kerns auf die Querwandbildung angestellt, um für diese merkwürdige Erscheinung eine Erklärung zu finden. Weiter hätte ich die Versuche über Zellwandbildung und über das Isolieren kernloser Zellen fortgesetzt, um verschiedene noch offene Fragen zu lösen und um auf andere eine bestimmtere Antwort geben zu können.

Über Vakuolenbildung und die Struktur des Protoplasmas bei Spirogyra.

Beim Studieren der kernlosen Zellen wurde meine Aufmerksamkeit gerichtet auf die Bildung zahlreicher kleiner Vakuolen und auf die eigentümlichen Strukturen, welche das Cytoplasma annahm. Das veranlaßte mich, bei *Spirogyra* auch die Entstehung der Vakuolen und die Struktur des Cytoplasmas zu studieren. In diesem Abschnitt werde ich die dabei erhaltenen Resultate mitteilen.

Wie bekannt, sind die Meinungen der Autoren, was die Vakuolen anbetrifft, verschieden. Nach de Vries[1]) ist das Plasmaschichtchen, das jede Vakuole umgibt, ein besonderes Organ der Zelle, das Organ des Turgors, oder der Tonoplast. Weil dieses Organ direkten Beobachtungen wenig zugänglich ist, hat de Vries einen anderen Weg eingeschlagen, um dasselbe sichtbar zu machen, nämlich die Behandlung der Zellen mit einer zehnprozentigen Salpeterlösung. Die Wand der Vakuole leistet dann am längsten Widerstand; sie zeigt sich als eine helle, glatte, gespannte Wand um die kontrahierte Vakuole. Die normale Vermehrung der Vakuolen findet nach de Vries wahrscheinlich durch Teilung statt. Nach de Vries gibt es kein schöneres und geeigneteres Objekt für das Studium der Vakuolen als *Spirogyra*. An diesem Objekt hat de Vries[2]) auch die Kontraktion der Chlorophyllbänder studiert, welche man bisweilen bei in der Natur sich vorfindenden Fäden beobachten kann. Das Studium dieser Erscheinung betrifft auch die Vakuolen. De Vries kam zu dem Resultat, daß infolge der Kontraktion der Chlorophyllbänder die große Vakuole in zwei, ja sogar in eine sehr große Anzahl kleinerer geteilt werden kann.

---

[1]) Plasmolyt. Studien über die Wand der Vakuolen. (Pringsh. Jahrb. f. wissensch. Botanik. Bd. 16. 1885. Heft 4. S. 465.)

[2]) Über die Kontraktion der Chlorophyllbänder bei *Spirogyra*. (Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. Bd. 7. 1889. Heft 1. S. 19.)

Nach Went[1]) ist die Vakuolenwand auch ein besonderes Organ, den Kernen und Chromatophoren ebenbürtig, und entstehen normale Vakuolen nur durch Teilung und nie aus dem Protoplasma, was allein bei pathologischen Vakuolen in Desorganitionsfällen möglich ist.

Andere Autoren, unter anderen Klebs[2]), Pfeffer[3]) und Strasburger[4]) haben Bedenken gegen die Annahme, daß die Vakuolenwand ein besonderes Organ der Zelle sei und können der Ansicht, daß die Vakuolen sich ausschließlich durch Teilung vermehren nicht beitreten.

Was die Struktur des Protoplasmas anbetrifft, so haben sehr verschiedene Theorien Eingang gefunden, während man doch allgemein annimmt, daß in dem Protoplasma immer drei morphologisch verschiedene Bestandteile anwesend sind, nämlich eine flüssige Substanz, welche im optischen Durchschnitt als zartes Netzwerk erscheint, eine andere flüssige Substanz, welche die Maschen des scheinbaren Netzwerks anfüllt und zuletzt kleine Körperchen, die man Mikrosomen genannt hat. Wie bekannt, bildet der erstgenannte Bestandteil nach einigen Autoren ein Netzwerk, nach anderen einfache oder verzweigte Fäden. Nach Bütschli hat das Protoplasma eine alveoläre Struktur und bildet der erstgenannte Bestandteil ein Wabenwerk. Nach Altmann besteht das Protoplasma aus kleinen Körperchen oder Granula. Nach Flemming kann das Protoplasma fibrillär, alveolär, granulär oder homogen sein. Strasburger unterscheidet alveoläres und fibrilläres Plasma; letzteres bildet während der Mitose die Spindelfasern und Sternstrahlen. Soweit mir bekannt, ist von der Struktur des Protoplasmas bei *Spirogyra* noch kein spezielles Studium gemacht.

Sowohl die Vakuolenbildung als die Struktur des Protoplasmas habe ich am lebenden Objekt studiert. In beiden Fällen hatte ich zumal den Zweck, zu untersuchen, wie aus dem einen Zustand der andere hervorgeht. Es war also von großer Bedeutung, eine Anzahl aufeinander folgende Zustände zu untersuchen. Gegen die Anwendung von Fixierungsmitteln kann man in den vorliegenden Fällen nicht nur einwenden, daß es, der Verschiedenheiten wegen, welche die abnormalen Zellen untereinander zeigen, unmöglich ist, eine Anzahl Zustände zu erhalten, von denen man mit Gewißheit behaupten kann, daß sie als aufeinanderfolgende betrachtet werden können, sondern auch, daß es möglich ist, daß die Fixierungsmittel Veränderungen in der Plasmastruktur hervorbringen. *Spirogyra* ist sehr geeignet für die Untersuchung am lebenden Objekte. Zu-

---

[1]) Die Vermehrung der normalen Vakuolen durch Teilung. (Jahrb. für wissensch. Botanik. Bd. 19. 1888. S. 295.) Die Vakuolen in den Fortpflanzungszellen der Algen. (Bot. Zeitung. 1889. S. 197.)

[2]) Einige Bemerkungen über die Arbeit von Went: Die Entstehung der Vakuolen in den Fortpflanzungszellen der Algen. (Bot. Zeitung. 1890. Seite 549.)

[3]) Kritische Besprechung von de Vries: Plasmolyt. Studien über die Wand der Vakuolen. (Bot. Zeitung. 1886. S. 114.)

[4]) Die pflanzl. Zellhäute. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 31. 1898. Seite 522 u. 523.)

erst werde ich die Vakuolenbildung behandeln und dann die Plasmastruktur, welche Sachen im genauesten Zusammenhang miteinander stehen.

Bei der Vakuolenbildung in kernlosen Zellen ohne oder mit einer geringen Chromatophorenmasse kann man zwei Fälle unterscheiden. Bisweilen konnte ich feststellen, daß mitten in der Zelle oder etwas näher beim einen Ende den Querwände parallel eine Plasmawand entstand, welche die große Vakuole in zwei kleinere verteilte (Fig. 50, *w*). Bald konnte ich mehrere Tage nacheinander eine derartige Plasmawand beobachten und bald war sie auf einmal wieder verschwunden. De Vries[1]) hat bei *Spirogyra communis* und *Spirogyra nitida* ähnliche Plasmawände wahrgenommen und gefunden, daß sie durch Kontraktion der Chlorophyllbänder entstehen. Da ich dieselben jedoch auch in chromatophorenfreien Zellen und in Zellen, welche nur sehr kleine Stückchen Chlorophyllband enthielten, beobachtete, so versteht es sich, daß in den von mir untersuchten Fällen die obengenannte Entstehungsweise ausgeschlossen war. Anfangs konnte ich keine Erklärung für die Erscheinung finden, bis es mir endlich gelang, die Bildung einer derartigen Plasmawand zu beobachten. Wie ich schon erwähnt habe, kommen in den kernlosen Zellen bisweilen sehr kräftige breite Plasmaströme vor. Das Plasma fließt gewöhnlich in einem Kreise der Längswand entlang in der Zelle herum. Bisweilen können die Plasmaströme höher werden und kann das Plasma sich auf derartige Weise in der Mitte zusammenziehen, bis zuletzt die Vakuole entzwei geteilt ist. Solches geht sehr schnell. Wenn die Plasmaansammlung sich wieder verbreitet hat, so bleibt oft eine Plasmawand zurück, welche die beiden Vakuolen trennt. Bald darauf oder nach einiger Zeit können die beiden Vakuolen sich wieder vereinigen, wobei auf einmal die Plasmawand wieder verschwindet.

Die andere Weise der Vakuolenbildung kommt in älteren kernlosen Zellen vor. Sie veranlaßt die Bildung zahlreicher Vakuolen verschiedener Größe, welche aber alle in Vergleichung mit der großen Vakuole, welche in jeder Zelle vorkommt, klein sind. Je nachdem die kleinen Vakuolen an Anzahl und an Größe zunehmen, wird die große Vakuole selbst kleiner. Zuletzt nehmen die kleinen Vakuolen einen großen Teil der Zelle ein (Fig. 51, *v*). De Vries[2]) hat ähnliche Zustände bei *Spirogyra communis* beobachtet. Die Entstehung der zahlreichen kleinen Vakuolen schreibt er auch der Kontraktion der Chlorophyllbänder zu. Da ich aber die Erscheinung auch bei chromatophorenfreien Zellen beobachtete, so mußte ich natürlich für die von mir untersuchten Fälle nach einer andern Erklärung suchen. Eine tägliche wochenlange Beobachtung einer Anzahl kernloser Zellen, hat zu einer Erklärung der Erscheinung geführt. Die Bildung der zahlreichen Vakuolen wird nicht durch eine Kontraktion der Plasmaströme verursacht. Das Protoplasma hat sich vor der Vakuolenbildung großenteils an eine

[1]) Über die Contraction der Chlorophyllbänder bei *Spirogyra*. (l. c. S. 22 ff.)
[2]) l. c. S. 24.

der Querwände angesammelt (Fig. 36), bisweilen zum Teil auch an die Längswand. Es bildet einen großen Haufen, der oft eine sehr merkwürdige Struktur, nämlich eine Streifung, zeigt, viel größere und kleinere Fettkügelchen (Fig. 36, *f*; vgl. S. 180) einschließt und nur einer langsamen Gestaltsveränderung unterworfen ist. Mitten in dem Plasmahaufen entstehen die Vakuolen. Allmählich werden sie größer und kommen sie in die Nähe der großen Vakuole. Zuletzt sind sie nur durch eine einfache Plasmaschicht von derselben getrennt. Ein einziges Mal schmilzt eine kleine Vakuole mit der großen zusammen. Die erste Vakuole, welche in dem Plasmahaufen entsteht, wird bald von anderen gefolgt, was mit einer langsamen Gestaltsveränderung des Plasmahaufens verbunden ist, an dessen Spitze sich oft mehrere Vakuolen befinden, während im Inneren neue entstehen. Die eigentümliche Struktur, die Streifung, geht dabei verloren. Während in dem Plasmahaufen sich fortwährend neue Vakuolen bilden, fängt allmählich auch an anderen Stellen im Plasma die Vakuolenbildung an. Zuletzt scheint es, daß das Plasma ganz aus größeren und kleineren Vakuolen zusammengesetzt ist (Fig. 51, 53 u. 54). Ein großer Teil der Zellhöhle scheint dann mit Schaum aufgefüllt zu sein.

Die oben beschriebene Vakuolenbildung habe ich bei einer großen Anzahl kernloser Zellen ohne und mit nur einer geringen Chromatophorenmasse wahrgenommen. Zur Erläuterung werde ich in einem Fall meine Beobachtungen in Einzelheiten mitteilen. Figur 36 stellt ein Stück einer kernlosen Zelle vor, wie dieselbe am Morgen des 1. Oktober aussah. Sie war gerade einen Monat alt. Die eine Querwand, welche in der Figur gezeichnet ist, war von einem Plasmahaufen bedeckt, der in der Mitte am höchsten war. Das Plasma zeigte eine sehr eigentümliche Struktur, die in der Figur angegeben ist und welche ich unten besprechen werde. Mitten in der Plasmamasse befanden sich zahlreiche Fettkügelchen (*f*), während in derselben überall Mikrosomen vorkamen, welche sich bewegten. Ausgenommen die große Vakuole, die in jeder Spirogyrazelle vorkommt, konnte ich überhaupt keine Vakuolen in der Zelle unterscheiden. Am Abend desselben Tages hatte der Plasmahaufen sich etwas auf der Mitte der Querwand zusammengezogen (Fig. 37). In der Nähe der Querwand wurde eine sehr kleine Vakuole (*v*) sichtbar, die allmählich größer wurde und sich durch die Plasmamasse hindurch der großen Vakuole näherte. Am folgenden Abend bemerkte ich, daß die kleine Vakuole (Fig. 38, *v*), welche größer geworden war und sich noch mehr der großen Vakuole genähert hatte, sich langsam in der Richtung des Pfeilchens bewegte. Denselben Abend bewegte sie sich durch die Plasmamasse hindurch, bis sie zum Kreuzchen gekommen war. Am folgenden Morgen, den 3. Oktober, war sie bedeutend größer geworden und war sie sehr nahe bei der großen Vakuole gekommen (Fig. 39, *v*). Um zwölf Uhr waren beide Vakuolen noch nur durch eine dünne Plasmawand getrennt (Fig. 40). Den 4. Oktober konnte ich die kleine Vakuole nicht mehr unterscheiden. Wahrscheinlich hatte sie sich mit der großen Vakuole vereinigt. An der Stelle,

wo sie sich befunden hatte, zeigte die Plasmamasse eine Grube (Fig. 41, *g*), die allmählich wieder verschwand, da das Plasma sich wieder auf die Mitte der Querwand zusammenzog (Fig. 42). Inzwischen hatten sich in der Plasmamasse einige neue kleine Vakuolen gebildet, welche sich nach deren Spitze begeben hatten (Fig. 42, *v*). Den 6. Oktober war die Plasmamasse bedeutend höher geworden und fanden sich mehrere Vakuolen an ihrer Spitze und im Inneren (Fig. 43, *v* und *v*). Den 7. Oktober hatte sie wieder eine andere Gestalt (Fig. 44). Eine der Vakuolen unterschied sich von den anderen durch eine verhältnismäßig dicke Wand (*n*). Den 10. Oktober zeigte die Plasmamasse viel Vakuolen an ihrer Spitze (Fig. 45); sie hatte Neigung zum Umfallen, welches denn auch des Abends stattfand (Fig. 46). Als die Zelle zwei Monate alt war, war sie noch am Leben; auch an andern Stellen fand damals Vakuolenbildung statt, aber das Protoplasma hatte noch nicht die schaumartige Beschaffenheit erhalten, welche es in einigen andern Zellen gleichen Alters schon angenommen hatte (Fig. 51).

Aus obigem geht hervor, daß bei *Spirogyra* neben der großen Vakuole sich neue entwickeln können, welche nicht durch Abschnürung aus der großen entstehen.

Es lag nun auf der Hand, zu untersuchen, ob die Wand der kleinen Vakuolen beim Hervorrufen abnormaler Plasmolyse sich auf dieselbe Weise verhalten würde wie die Wand der großen Vakuole und ob der Inhalt mit verschiedenen Gerbstoffreagentien dieselben Färbungen und Niederschläge geben würde.

Bei Hinzufügung einer fünf- oder zehnprozentigen Salpeterlösung zog die große Vakuole sich zu einer kugelförmigen Blase zusammen (Fig. 52, *u*), während die kleinen Vakuolen sich zu zahlreichen größeren und kleineren Bläschen zusammenzogen (*v*). Wenn der Salpeterlösung Eosine zugefügt war, zeigte es sich, daß sowohl die große Blase als die kleinen Blasen nicht sofort gefärbt wurden, da sie beide einige Zeit am Leben blieben. Wenn ich nach dem Hervorrufen der abnormalen Plasmolyse der Salpeterlösung etwas Eisenchlorid, Osmiumsäure oder Natriumvanadat hinzufügte, so wurden im ersten Fall beiderlei Blasen blau gefärbt, und entstanden in den beiden andern Fällen in beiderlei Blasen schwärzliche Niederschläge. Das Verhalten der kleinen Vakuolen fünf- und zehnprozentiger Salpeterlösung und Reagentien gegenüber bewies, daß sie mit der großen Vakuole identisch waren.

Nicht allein im Plasma der kernlosen Zellen, sondern auch noch in einem andern Fall konnte ich die Bildung kleiner Vakuolen wahrnehmen, worauf ich einen Augenblick die Aufmerksamkeit richten will. Wie ich schon erwähnt habe, ist die Entstehung der chromatophorenfreien und chromatophorenarmen kernlosen Zellen mit einer Ansammlung von viel Protoplasma am Rande der einwärts wachsenden Querwand verbunden. In dieser Plasmaansammlung entstehen bisweilen auch kleine Vakuolen. Figur 47 stellt einen Plasmaring an einer wachsenden Querwand vor. In diesem Ring sind zwei kleine Vakuolen sichtbar (*v* und *v*). In Figur 48 ist der Plasmaring zu einer ungefähr kugelförmigen Masse zu-

sammengeflossen; die Vakuolen (*v* und *v*) sind indessen etwas größer geworden. In Figur 49 ist die Querwand vollendet und das Plasma hinweggeströmt; nur ein dünnes Plasmaschichtchen (*b*) mit den kleinen Vakuolen (*v* und *v*) bedeckt noch die Querwand. Später sind auch die kleinen Vakuolen weggeführt.

Ehe ich zur Behandlung der Frage, wie die kleinen Vakuolen im Plasma entstehen, übergehe, ist es erwünscht, die Struktur des Protoplasmas näher zu betrachten.

Wenn man bei normalen Spirogyrazellen sich eine Vorstellung der Plasmastruktur machen will, so zeigt es sich, daß solches sehr schwer ist. Das Protoplasma scheint aus Fäden und aus einer sich dazwischen befindenden Substanz zusammengesetzt. Die scheinbaren Fäden sind etwas stärker lichtbrechend als die Substanz zwischen denselben, welche mehr einer wässerigen Flüssigkeit ähnlich ist. Bei aufmerksamer Betrachtung sieht man, daß die scheinbaren Fäden verzweigt sind, so daß sie eine Art Netzwerk mit in die Länge ausgezogenen Maschen zu bilden scheinen. Da das Plasma in Bewegung ist, so ändert sich das Bild fortwährend, was die Beobachtung erschwert. Man beobachtet, daß die scheinbaren Maschen ausgedehnt sind in der Richtung des Plasmastromes.

Da es, wie oben erwähnt, bei normalen Zellen sehr schwer ist, eine Vorstellung der Plasmastruktur zu erhalten, so habe ich die langsamen Modifikationen, welche das Plasma in den kernlosen Zellen erfährt, sorgfältig beobachtet und weiter in allen vorkommenden Fällen meine Aufmerksamkeit auf die Plasmastruktur gerichtet.

Zuerst werde ich eine Erscheinung erwähnen, die ich nach dem Zentrifugieren bisweilen bei der Querwandbildung beobachtete. Gewöhnlich hat die Plasmamasse, die sich am Rande der wachsenden Querwand befindet, eine mehr oder weniger glatte Oberfläche; solches ist aber nicht immer der Fall. Bisweilen beobachtete ich, daß die Plasmamasse (Fig. 9, *p*) fortwährend ihre Gestalt änderte und Hervorragungen in der Zelle bildete (*h*). Die Hervorragungen waren Schläuchen ähnlich, deren Wand etwas stärker lichtbrechend war als der wässerige Inhalt. In den Schläuchen konnte ich oft Querwändchen beobachten. Bisweilen zeigte ihre Wand lokale Verdickungen (Fig. 9, *d*). In ihrem Inhalt bemerkte ich oft kleine Körnchen oder Mikrosomen. Bisweilen entstanden Auswüchse an der Querwand; an denselben konnte ich auch Plasmaschläuche wahrnehmen, welche fortwährend ihre Gestalt änderten.

Die obenerwähnte Erscheinung entspricht nicht einer fibrillären, reticulären oder granulären Plasmastruktur; dagegen ist sie wohl vereinbar mit der Annahme einer alveolären Plasmastruktur. Jeden Schlauch kann man betrachten als eine kleine Höhle, die mit einer Wand umgeben ist, oder als ein Teil einer derartigen Höhle; bisweilen bildet nur die Spitze eines hervorragenden Schlauchs eine Höhle mit einer Wand.

In den kernlosen Zellen erfährt das Plasma eine allmähliche Veränderung. Wenn die kernlosen Zellen einige Wochen alt sind,

vermindert sich die Bewegung des Plasmas. Der Plasmahaufen, der sich an einer der Querwände angesammelt hat, zeigt keine schnellen Bewegungen und hat eine sehr eigentümliche Struktur (Fig. 36 bis einschließlich 44). Derselbe zeigt eine sehr feine Streifung und bei genauer Betrachtung entdeckt man, daß verschiedene Streifungssysteme übereinander liegen. Bei verschiedener Einstellung konnte ich oft drei Systeme unterscheiden, deren Streifen sich übereinander befanden und in drei verschiedenen Richtungen liefen. Interessant war es, die Bewegung der Vakuolen durch die verschiedenen Systeme zu beobachten. Je nachdem eine Vakuole sich mehr der Oberfläche der Plasmamasse näherte, nahm die Zahl der Streifungssysteme, welche sie bedeckten, ab. Endlich wurde die Vakuole nur noch durch ein System bedeckt und ich konnte dann wahrnehmen, daß nur in einer Richtung Streifchen über die Vakuole liefen (Fig. 39, *v*). Zuletzt war die Vakuole nur durch eine einfache Plasmawand von der großen Vakuole getrennt. Ich konnte dann keine Streifung über die Vakuole mehr beobachten (Fig. 40, *v*). Die Mikrosomen bewegten sich oft in der Richtung der Streifung; oft schoben sie auf einmal eine Strecke in der Richtung der Streifchen fort. An einigen Stellen schien bei bestimmter Einstellung das Plasma eine netzförmige Struktur zu haben; ein derartiges mikroskopisches Bild kann jedoch auch durch eine Wabenstruktur hervorgebracht werden. Bei weiterer Untersuchung, zumal dünner Plasmaschichtchen, welche die Vakuolen bedeckten, zeigte es sich, daß die verschiedenen Beobachtungen am besten mit der Annahme einer alveolären Plasmastruktur übereinstimmen und daß man die Streifungssysteme betrachten muß als zusammengesetzt aus sehr in die Länge ausgezogenen Plasmaschläuchen oder Alveolen, welche durch Plasmawände getrennt sind. Zumal kam ich zu der Überzeugung, daß das Plasma eine alveoläre Struktur hat, als sich mehrere Vakuolen durch die Plasmamasse bewegten und die feine Streifung verloren ging. Bei Betrachtung dünner Plasmaschichtchen zeigte es sich, daß das Plasma aus sehr kleinen aneinander liegenden Bläschen zusammengesetzt war.

Hinsichtlich der Plasmawände, welche die Alveolen trennen, bemerke ich, daß ich nicht der Ansicht bin, daß jede Alveole ihre eigene Wand hat. Die flüssige Wandsubstanz erscheint zwischen den Alveolen als eine stärker lichtbrechende Substanz, an welcher man keine Differenzierung beobachten kann.

Wie ich schon oben erwähnt habe, entstehen später an verschiedenen Stellen Vakuolen im Plasma. Es ist unmöglich, die Alveolen und die Vakuolen von einander zu unterscheiden. Die Vakuolen haben eine sehr verschiedene Größe, so daß ein allmählicher Übergang von den größeren Vakuolen zu Alveolen vorliegt. Nach dem Erscheinen der Vakuolen besteht das Plasma eigentlich aus größeren und kleineren Bläschen, die aneinander liegen und langsam ihre Gestalt verändern (Fig. 53 und 54). Das Plasma bewegt sich nämlich noch, obschon nicht mehr mit solcher Intensität als vorher. Bisweilen kann man noch ein Plasma-

strömchen finden, das den Strömchen in normalen Zellen ähnlich ist, aber weniger schnell fließt, so daß man die in die Länge ausgezogenen, durch Wändchen getrennten Alveolen unterscheiden kann, die, während sie sich fortbewegen, langsam ihre Gestalt verändern.

Je nachdem die Zellen älter werden, wird die Anzahl der Vakuolen größer und zuletzt ist das Plasma einem Schaum ähnlich. Man würde es als eine Masse Vakuolen betrachten können; ihre Anzahl läßt sich nicht schätzen; ein großer Teil der Zelle ist mit denselben gefüllt. Im Querschnitt kommen oft einige Zehnde vor (Fig. 51, *v*).

Vom dritten Bestandteil des Protoplamas, von den Mikrosomen, ist oben fast noch nicht geredet. Von diesen Körperchen, welche immer in Bewegung sind, konnte ich oft feststellen, daß sie sich in den Alveolen befanden und hiermit ist ihr plötzliches Fortschieben im Plasma in der Richtung der Streifung in Übereinstimmung. Nicht unwahrscheinlich ist es, daß sie auch durch die Wände der Alveolen passieren können. Weiter konnte ich in den kleinen Vakuolen sich hin und her bewegende Mikrosomen unterscheiden, wie auch in der großen Vakuole, in welcher ich sie oft bei der Peripherie und bisweilen auch in der Mitte beobachtete. Aus obigem geht hervor, daß die Mikrosomen in den Alveolen, in den kleinen Vakuolen und in der großen Vakuole vorkommen, und daß es deshalb in dieser Beziehung zwischen den genannten Gebilden keinen scharfen Unterschied gibt.

Nach obiger Behandlung der Plasmastruktur komme ich wieder zu der Entstehung der Vakuolen zurück. Nach de Vries und Went entstehen die Vakuolen immer aus anderen Vakuolen. Auf Grund meiner Beobachtungen kann ich überhaupt nicht annehmen, daß die kleinen Vakuolen in den kernlosen chromatophorenfreien Zellen durch Abschnürung aus der großen Vakuole entstanden sind. Sie müssen sich deshalb im Plasma entwickeln. Es fragt sich noch, wie sie entstehen. Nach Went würde man annehmen müssen, daß die Vakuolen eigentlich schon im Plasma vorhanden sind, obschon man sie ihrer Kleinheit wegen nicht unterscheiden kann. Andere Autoren können dieser Ansicht nicht beistimmen und ich selbst kann auch, wie sich's unten zeigen wird, ihren Grund oder ihre Notwendigkeit nicht einsehen. Im Protoplasma selbst kommen Elemente vor, nämlich die Alveolen, welche einen allmählichen Übergang zu Vakuolen bilden. Warum würden letztere sich nicht aus den Alveolen entwickeln können? In den kernlosen Zellen wird zuletzt das Protoplasma eine schaumartige Masse. Muß man in diesem Falle annehmen, daß das eigentliche Protoplasma verschwindet und die Zelle sich füllt mit anfangs unsichtbaren Vakuolen? Ich finde es einfacher und wahrscheinlicher, anzunehmen, daß die Vakuolen sich aus den Alveolen entwickeln. Gleichwie Zellen, die bei ihrer Entstehung ähnlich sind, später eine verschiedene Gestalt annehmen und verschiedene Funktionen erfüllen können, so halte ich es für möglich, daß einige Alveolen größer werden und eine gewisse Funktion übernehmen. Während der Karyokinese kommt

es doch auch vor, daß ein Teil des Cytoplasmas eine besondere Struktur annimmt und die Kernspindel bildet, welche zeitweilig eine bedeutende Rolle spielt, eine große Selbständigkeit zeigt und selbst mit Hilfe von Reagentien isoliert werden kann, aber später wieder in das Cytoplasma aufgenommen wird.

Die Annahme, daß unsichtbare Vakuolen im Plasma vorhanden sein müssen, welche durch Teilung anderer entstanden sein müssen, ist eine Folge der Theorie, daß die Vakuolenwand, wie der Kern und die Chromatophoren, ein besonderes Organ des Protoplasmas sei. Hierüber herrscht aber große Meinungsverschiedenheit. Es ist gewiß eine sehr merkwürdige Erscheinung, daß in einer zehnprozentigen Salpeterlösung ein Teil des Protoplasmas, das eine Wand um die kontrahierte Vakuole bildet, länger am Leben bleibt als das übrige Plasma. Ich halte es aber nicht für bewiesen, daß diese Plasmawand ein besonderes Organ ist. Vor der abnormalen Plasmolyse kann man ein derartiges Organ nicht wahrnehmen. Das Plasmaschichtchen, das an die Vakuole grenzt, kann man vom Plasma, das die Alveolen trennt, nicht unterscheiden. Für die Vakuolenwand kann man kein anatomisches Merkmal angeben. Sie kennzeichnet sich auch nicht durch eine besondere Dicke. Beim fixierten Material kann mittelst Färbungsmittel und Reagentien nicht nachgewiesen werden, daß sie anderer Natur ist als das zwischen den Alveolen vorkommende Plasma. Während der abnormalen Plasmalyse, mit einer Salpeterlösung hervorgerufen, beobachtet man um die kontrahierte Vakuole sehr deutlich eine Plasmaschicht. Die Salpeterlösung veranlaßt aber solche eingreifende Veränderungen beim Protoplast, daß es sehr schwer zu unterscheiden ist, ob die Plamaschicht um die kontrahierte Vakuole genau dem Plasmaschichtchen entspricht, das im normalen Zustand an dieselbe grenzt. Die Plasmaschicht um die kontrahierte Vakuole würde nämlich verstärkt sein können durch zwischen den Alveolen vorkommendes Plasma. Die kleinen Vakuolen, welche ich bei *Spirogyra* in Plasmamassen entstehen sah, kommen so sehr mit der großen Vakuole überein, daß ich nicht annehmen kann, daß sie wesentlich verschieden sind. Ich halte es für nicht bewiesen und unwahrscheinlich, daß die kleinen Vakuolen aus besonderen unsichtbaren schon im Plasma vorhandenen Gebilden entstehen würden. Daß man die Vakuolenwand als ein besonderes Organ des Protoplasmas betrachten muß, das sich nur durch Teilung vermehren kann, davon kann ich, wie ich oben gezeigt habe, die Notwendigkeit nicht einsehen.

Meine Ansicht, daß die Vakuolen sich aus Alveolen entwickeln, ist in Übereinstimmung mit den Resultaten, welche Strasburger[1]) bei der Untersuchung fixierter Präparate der Vegationspunkte von *Chara fragilis* erhielt. Auch Strasburger gelangte zu der Annahme, daß das Cytoplasma eine alveoläre Struktur hat und daß die Vakuolen aus Alveolen entstehen.

Im Anschluß an das Obenerwähnte erlaube ich mir, auf eine meiner früheren Publikationen zurückzukommen. In meinem vierten

[1]) l. c.

Beitrage zur Kenntnis der Karyokinese habe ich[1]) mitgeteilt, daß bei *Spirogyra* nach Hinzufügung einer ein- oder zweiprozentigen Chloralhydratlösung oder einer $^1/_5$ bis $^1/_2$-prozentigen Phenollösung der Tonoplast sich vom Kern entfernt und eine Blase um den Kern bildet. Ich habe damals nachgewiesen, daß diese Blase der Wand der mittelst Salpeterlösung kontrahierten Vakuolen ähnlich ist und sie demzufolge als die Vakuolenwand betrachtet. Ich bin jetzt zur Überzeugung gekommen, daß man von der obenerwähnten Plasmablase ebenso wenig als von der Vakuolenwand behaupten kann, daß sie genau dem an die Vakuole grenzenden Plasmaschichtchen entspricht.

Die in diesem Abschnitt erwähnten Resultate können wie folgt zusammengefaßt werden:

1. Die verschiedenen Beobachtungen über die Struktur des Cytoplasmas bei *Spirogyra* bei normalen und abnormalen, insbesondere kernlosen Zellen, sind am besten vereinbar mit der Annahme einer alveolären Plasmastruktur.

2. Im Cytoplasma können sich bei *Spirogyra* zahlreiche Vakuolen bilden, welche der großen Vakuole ähnlich sind. Sie entstehen nicht dadurch, daß von der großen Vakuole Teile abgeschnürt werden und auch gibt es keine hinreichenden Gründe zu der Annahme, daß sie schon als besondere Organe im Plasma vorhanden sind, welche sich nur durch Teilung vermehren. Die Beobachtungen über die Vakuolenbildung sind sehr gut vereinbar mit der Annahme, daß die Vakuolen sich aus Alveolen entwickelt haben.

Tabellen

bezüglich des Längenwachstums der Zellen.

Die Länge der Zellen ist angegeben in μ.

Tabelle I.

Wachstum kernloser Zellen. Zellen aus demselben Faden.
Am Abend des 11. Juni zentrifugiert.

Datum	Kernlose Zellen unmittelbar oder den Tag nach dem Zentrifugieren entstanden							Kernlose Zellen, entstanden nach 2 Tagen	2	9	13	13
	ohne Chromatophoren			mit geringer Chromatophorenmasse						mit größerer Chromatophorenmasse		
12. Juni	100	104	98	90	91	84	90					
13. „								93	90			
14. „	101	110	102	94	100	94		94				
16. „	107		104	96		95	92	96				
18. „	109	112			102	95	93	96	93			
20. „	110		105	98	103	95	93		93	96		
22. „	111	114	106		106	95				97		
24. „	112		106	100	106					98	152	153
25. „										99	154	155
26. „											154	157
28. „		115										
30. „		117										
4. Juli		117										
20. „	123											

[1]) Untersuchungen über Spirogyra. Vierter Beitrag zur Kenntnis der Karyokinese. (Bot. Zeitung. 1902. 1. Abt. S. 122 ff.)

Tabelle II.

Wachstum kernloser Zellen. Zellen verschiedener Fäden. In der ersten Spalte ist angegeben, den wievielten Tag nach dem Zentrifugieren die Zellen gemessen worden sind.

Tag	Kernlose Zellen ohne Chromatophoren						Kernlose Zellen mit geringer Chromatophorenmasse							
1.	162	160					151					123		
2.			168	128	124	116		160	153	150	150		120	116
3.		165	171				156	162	154	154	155			
4.	170	169					156			156	155			
6.	171							165	154					
8.												130		
10.						124							130	122
11.					128							131		
18.				132	130	128							136	128
23.				132									138	134
29.				132		130							138	136

Tabelle III.

Wachstum von Zellen mit zwei Kernen oder mit einem großen Kern und mit doppelter oder fast doppelter Menge Chromatophoren. Zellen aus demselben Faden. Am Abend des 11. Juni zentrifugiert. Wenn eine Teilung stattgefunden hat, so ist die Länge der beiden Tochterzellen angegeben, z. B. 138+137. Die Längenzunahme seit der vorigen Messung ist auch in Prozenten angegeben.

Datum	Zweikernige Zellen										Zellen mit großem Kern			
Juni		%		%		%		%		%		%		%
12.	90		101		94		90		92		100		101	
14.	144	60	161	59	108	15	112	24	120	30	116	16	120	18
16.	204	42	227	41	126	17	163	46	186	55	152	31	146	22
18.	138+137	35	133+155	27	190	51	241	48	110+148	39	209	37½	188	29
20.					123+141	39	148+168	31			120+146	27	262	39

Tabelle IV.

Wachstum chromatophorenarmer und chromatophorenreicher Zellen. In dieser Tabelle folgt nach einer chromatophorenarmen Zelle (*a*) die chromatophorenreiche Schwesterzelle (*r*). Zellen verschiedener Fäden. Wenn eine Teilung stattgefunden hat, so ist die Länge der beiden Tochterzellen angegeben. Die Längenzunahme seit der vorigen Messung ist auch in Prozenten angegeben.

Datum (31. Aug. zentrifugiert)	a		r		a		r		a		r	
Sept.		%		%		%		%		%		%
2.	146		158		250		72		250		68	
3.	152	4	201	27	276	10	113	57	269	8	101	49
5.	158	4	128+123	25								
6.	162	3	152+142	17	292	6	167	48	288	7	147	46
13.	192	19	192+192+172+176	149								
23.	204	6										
22.Nv.	208	2										

Fortsetzung zu Tabelle IV.

Datum	a		r		a		r		Datum	a		r	
2. Aug. zentrifugiert. Aug.		%		%		%		%	11. Juni zentrifugiert. Juni		%		%
4.	140		210		146		216		13.	93		95	
5.	151	8	260	24	168	15	286	32	14.	96	3	104	9
6.	180	19	168+166	28	210	25	181+177	25	16.	101	5	122	17
									18.	107	6	145	19

Die Zellen wurden immer an zwei einander gegenüber gestellten Stellen gemessen und die berechneten Mittelzahlen dieser Messungen wurden als ihre Länge betrachtet.

Nachschrift.

Wie ich u. a. auf Seite 156 und 185 erwähnt habe, war ich wegen verschiedener Umstände gezwungen worden, meine Untersuchungen ziemlich plötzlich abzubrechen und hatte ich mein Vorhaben, noch einige Versuche anzustellen, um verschiedene noch ungelöste Fragen zu beantworten, vorläufig aufgeben müssen. Sobald sich die Gelegenheit darbot, meine Zentrifugalversuche zu wiederholen, habe ich versucht, die Lücken, welche in meinen Untersuchungen geblieben war, auszufüllen.

Während das Kultivieren der Spirogyren zu Steenwyk nie Schwierigkeiten lieferte, hatte ich in Gröningen anfangs Mißgeschick. Zuletzt ist es mir jedoch vollkommen gelungen, die Spirogyren zu einem kräftigen Wachstum zu bringen. Demzufolge konnte ich meine Versuche mit sehr gutem Material wiederholen.

Das Material bestand aus dicken, hellgrünen Fäden, die in einem Graben in der Nähe von Gröningen gefunden waren. Ihre Dicke betrug 124 μ. Die Länge der Zellen war verschieden; dieselbe betrug gewöhnlich ein- bis zweimal soviel als ihre Dicke. Die Zellwand war dünn. Die Chromatophoren waren breit und hellgrün. Sie bildeten mehrere weite, bisweilen etwas unregelmäßige Spiralen. Die Zellkerne waren platt und leicht wahrnehmbar. Die Versuche wurden in dem Monat Juni angestellt. Die zentrifugierten Fäden wurden in Grabenwasser kultiviert und waren während eines großen Teils des Tags dem Sonnenlicht ausgesetzt. Letzteres hatte bei meinen Versuchen zu Steenwyk nicht stattgefunden.

Das Zentrifugieren fand des Abends statt. Da in dem Material viele in Teilung begriffene Zellen und solche, welche sich bald teilen mußten, vorkamen, so sah ich viele kernlose und chromatophorenfreie Zellen entstehen. Es zeigte sich den Tag nach dem Zentrifugieren, daß ganze Fadenstücke aus kernlosen und zweikernigen Zellen bestanden, welche regelmäßig mit einander abwechselten.

Die zentrifugierten Fadenstücke wuchsen schnell; in fast allen Zellen traten wieder Teilungen auf, die bald von anderen gefolgt wurden. Es kam sogar vor, daß neu gebildete Zellen sich

schon nach vierundzwanzig Stunden teilten, was ich früher nie beobachtet hatte.

Im Allgemeinen beobachtete ich weniger Abweichungen und weniger krankhafte Zustände als bei den früheren Versuchen. Zellen, welche, ohne sich zu teilen, eine außerordentliche Länge erhielten, wurden von mir überhaupt nicht wahrgenommen. Auch war die Bildung unvollkommener Querwände seltener als früher, was wahrscheinlich auch in Verbindung stand mit kräftigeren Lebensverrichtungen der Zellen, insbesondere mit einem stärkeren Streben des Kernes und der Chromatophoren, um bald wieder eine normale Stelle zu erhalten.

Während der ersten Wochen sah ich in den zentrifugierten Fäden außer kernlosen Zellen nur einige Zellen zu Grunde gehen, so daß ich bei meinen neuen Versuchen den Eindruck erhielt, daß, wenn man gesundes und kräftiges Material zur Verfügung hat und die übrigen Umstände günstig sind, das Zentrifugieren nur im geringen Maße direkt einen nachteiligen Einfluß auf das Material ausübt.

Insbesondere richtete ich bei meinen neuen Versuchen meine Aufmerksamkeit auf die Zellen, welche die zweikernigen Zellen und die Zellen mit großen Kernen hervorbringen. Wie ich schon in dieser Abhandlung erwähnt habe, veranlassen diese Zellen die Bildung von Zellenreihen, die aus ähnlichen Zellen zusammengesetzt sind, nämlich aus zweikernigen Zellen oder aus Zellen mit großen Kernen. Bei solchen Zellenreihen hatte ich beobachtet, daß die Zellen, die sich am nächsten bei den zugehörigen kernlosen Zellen befanden, etwas kleiner waren als die folgenden Zellen (vgl. S. 172). Es kam mir vor, daß diese Beobachtung vielleicht nicht ohne Bedeutung war für die Lösung der Frage, ob die kernlosen Zellen leben und ein wenig wachsen auf Kosten der angrenzenden kernhaltigen Zellen. Wie bekannt, sind die Ansichten über die Funktionen der kernlosen Zellen sehr verschieden. So meint Palla gezeigt zu haben, daß kernlose Protoplasten wachsen und Zellwand bilden können, während Townsend meint, nachgewiesen zu haben, daß dieselben solches nur können, wenn sie durch Plasmafäden mit kernhaltigen Protoplasten verbunden sind (vgl. S. 134 und 135).

In Verbindung mit diesen verschiedenen Ansichten kam es mir erwünscht vor, wenn möglich, die Ursache der von mir beobachteten Erscheinung zu entdecken. Wenigstens wollte ich versuchen, ob ich auch genügende Gründe finden könnte, die darauf hinwiesen, daß die kernlosen Zellen den benachbarten kernhaltigen Zellen Nahrung entziehen oder solche, welche zeigten, daß die Erklärung der Erscheinung in einer anderen Richtung gesucht werden muß.

Nachdem ich die *Spirogyra*-Fäden einem Zentrifugalversuch unterworfen hatte, kultivierte ich dieselben sorgfältig im Grabenwasser. Ich untersuchte sie des Abends, was ich zwei gute Wochen ohne Unterbrechung fortsetzte. Viele Zellen hatten damals Fadenstücke von 16 Zellen hervorgebracht. In einigen

Fadenstücken waren nicht alle Zellen einander ähnlich. Bisweilen beobachtete ich, daß die beiden Tochterzellen einer zweikernigen Zelle eine ungleiche Anzahl Tochterkerne erhielten, nämlich einen und drei. Während die einkernige Tochterzelle wieder einkernige Zellen hervorbrachte, teilte die dreikernige sich bisweilen mittelst zwei Querwänden in drei Tochterzellen.

Die Zellen, die sich neben kernlosen befanden und die, welche zwischen kernhaltigen lagen, wurden einer vergleichenden Untersuchung unterworfen. Weil ich nur solche Zellen vergleichen wollte, die gleich viel und gleich große Kerne enthielten und ungefähr gleicher Länge waren, so ließ ich die dreikernigen Zellen und ihre Nachkommen unberücksichtigt. Das Wachstum studierte ich also bei den zweikernigen Zellen, bei den Zellen mit einem großen Kern und bei den Zellen mit einem einfachen Kern, die auf die obenerwähnte Weise aus zweikernigen Zellen entstandee waren. Besonders untersuchte ich zweikernige Zellen. Jeden Abend wurden die Zellen gemessen und da sie sich hauptsächlicn des Abends teilten, so gelang es mir oft, ihre anfängliche Långh zu bestimmen. Die Länge der Zellen wurde immer an zwei ein-

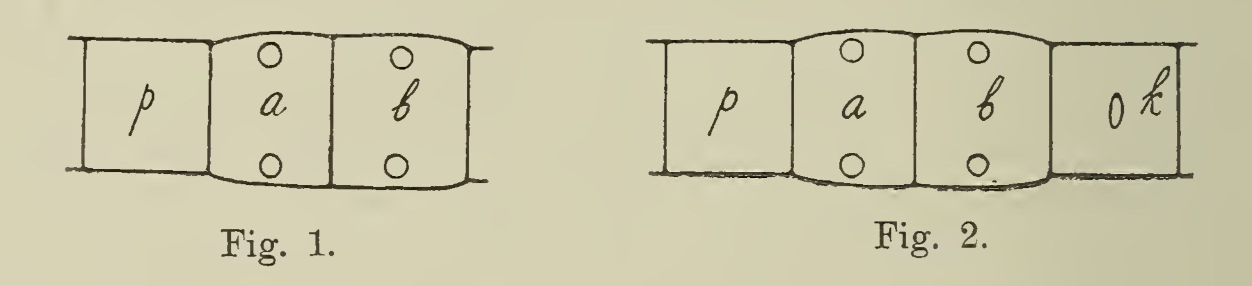


Fig. 1. Fig. 2.

ander gegenüber gelegenen Stellen bestimmt und der Durchschnitt zwischen beiden Ergebnissen wurde dann als die Länge betrachtet.

Bald fand ich, daß die erst gebildete Zelle mit zwei Kernen oder mit einem großen Kern, d. h. die Schwesterzelle der kernlosen Zelle (Fig. 1, *p*), zwei Tochterzellen hervorbrachte (siehe Tab. V, Fig. 1, *a* und *b*), die nicht dieselbe Länge hatten. In 36 Fällen wurde die Länge derselben bei ihrer Entstehung bestimmt. In der Tabelle V sind diese Fälle zusammgefaßt. Es zeigte sich, daß gewöhnlich die an die zugehörige kernlose Zelle (*p*) grenzende Zelle (*a*) kürzer war als ihre Schwesterzelle (*b*), nämlich in 27 der 36 Fälle, während in acht Fällen die letztere Zelle die kürzere war und in einem Fall die beiden Zellen dieselbe Länge hatten. Überdies wurden in noch 41 anderen Fällen die beiden Zellen einige Zeit nach ihrer Entstehung gemessen. In 30 dieser Fälle war die an die kernlose Zelle grenzende Zelle die kürzere und in sieben Fällen die längere, während in vier Fällen die beiden Zellen gleicher Länge waren. Ich bemerke hierbei, daß es vorkommen kann, daß die an die kernlose Zelle grenzende Zelle viel länger ist als ihre Schwesterzelle (vgl. S. 151). In den Mutterzellen solcher Zellen ist das Streben der Kerne und Chromatophoren, um ihre normale Stelle zu erhalten, gering. Unter den 36 in der Tabelle V erwähnten Fällen kamen derartige Fälle jedoch nicht vor.

Gewöhnlich gehen nach dem Zentrifugieren die Kerne in den gebildeten zweikernigen Zellen und Zellen mit doppelt großen Kernen bei ihrem Streben, um eine Stelle in der Medianebene zu bekommen, etwas zu weit. Demzufolge wurde, wie oben erwähnt, bei der nächsten Zellteilung die an die kernlose Zelle stoßende Tochterzelle (Fig. 1, *a*) etwas kürzer als ihre Schwesterzelle (Fig. 1, *b*). Leicht würde man, um diese Erscheinung zu erklären, die eine oder die andere Hypothese aufwerfen können. Da mir jedoch dafür genügende Gründe fehlen, so beschränke ich mich, darauf hinzuweisen, daß in den Zellen der eine oder der andere Faktor sein muß, der die Erscheinung hervorruft.

Bei den folgenden Teilungen in den zweikernigen Zellen und Zellen mit großen Kernen, die, wenn bei denselben keine neuen Abweichungen auftreten, die Zahl der Zellen von zwei auf 4, 8, 16 usw. bringen, zeigte sich eine Eigentümlichkeit. Die Querwände, die sich in den Endzellen der Reihen bildeten, teilten diese Zellen gewöhnlich in zwei Tochterzellen verschiedener Länge. Über die Teilungen in den Reihen, die nur noch aus zwei Zellen zusammen-

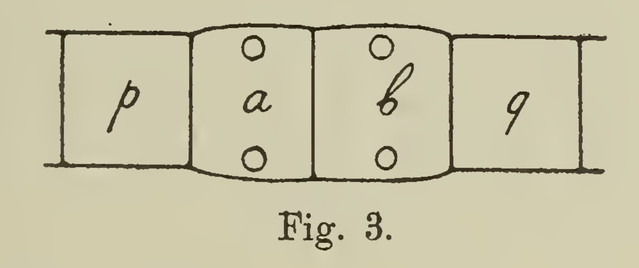


Fig. 3.

gesetzt waren, bemerke ich Folgendes: Bei den Teilungen in der an die kernlose Zelle grenzenden Zelle (Fig. 1, *a*) wurde die an die kernlose Zelle grenzende Tochterzelle (Fig. 5, *a*) in den meisten Fällen die kürzere, nämlich in 70 % der untersuchten Fälle. Bei den Teilungen in der anderen Zelle (Fig. 1, *b*) wurde dagegen gewöhnlich die am Ende der Reihe sich befindende Tochterzelle (Fig. 5, *d*) die längere, nämlich in 77 % der untersuchten Fälle. Bei den folgenden Teilungen, nämlich in den Reihen, die aus 4 oder mehr Zellen zusammengesetzt waren, verhielten sich die beiden Endzellen, was die Stelle der neuen Querwände anbetraf, auf ähnliche Weise. In den meisten Fällen wurde die Tochterzelle, die sich am Ende der Reihe bildete (Fig. 7, *a* und *h*), die längere, nämlich am Ende, wo sich die zugehörige kernlose Zelle (Fig. 7, *p*) befand, in 80 % der untersuchten Fälle und am anderen Ende in 95 % der untersuchten Fälle.

Die Erscheinung, daß die Endzellen schon bei ihrer Entstehung länger waren als ihre Schwesterzellen, drängte sich mehr in den Vordergrund, je nachdem die Reihen aus einer größeren Anzahl Zellen zusammengesetzt waren. Ich bringe das in Verbindung mit dem Dickenwachstum der Zellen. Wenn eine zweikernige Zelle oder eine Zelle mit einem großen Kern entstanden ist, so zeigte sie bald eine Neigung zum Dickenwachstum. In der Mitte wird sie dicker, aber an den Enden behält sie ihre ursprüngliche Dicke. Die Querwände, die sich später bilden, sind desto größer,

je nachdem das Dickenwachstum mehr fortgeschritten ist. Die mittleren Zellen einer Reihe sind also über ihre ganze Länge dicker als die normalen und in der Mitte oft am dicksten. Die Endzellen jedoch erhalten nur in der Mitte und am einen Ende eine mehr als normale Dicke, während sie am anderen Ende, wo sie an kernlose oder normale Zellen stoßen, ihre ursprüngliche Dicke beibehalten. Daß die Endzellen am einen Ende dicker sind als am andern, übt nach meiner Meinung Einfluß aus auf die Stelle des Kernes und demzufolge auch auf die Stelle, wo später die Querwand gebildet wird, die meist näher bei dem dickeren als bei dem dünneren Ende entsteht.

Daß, als die Reihe nur noch aus zwei Zellen (Fig. 1, *a* und *b*) bestand, die an die kernlose Zelle grenzende Zelle (Fig. 1, *a*), was die Stelle der neuen Querwand betraf, eine Ausnahme von der Regel machte, schreibe ich einem besonderen hinzukommenden Faktor zu. In ihrer Mutterzelle (Mutterzelle von *a* und *b*, Fig. 1) war die Stelle, wo die neue Querwand sich bildete, gewöhnlich auch etwas nach der kernlosen Zelle verrückt. Es versteht sich,

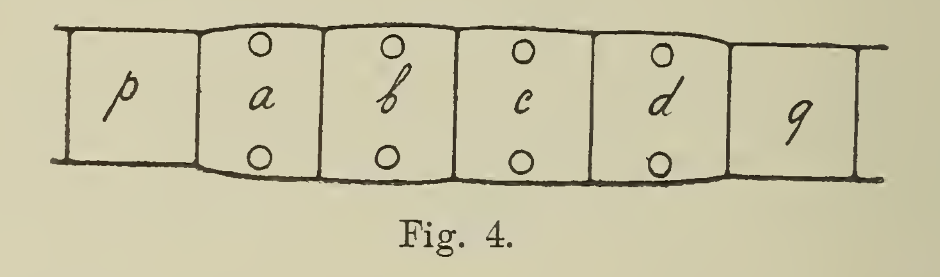


Fig. 4.

daß in der Mutterzelle ein Faktor war, der diese Eigentümlichkeit hervorrief. Nach meiner Meinung war dieser Faktor auch noch in der Tochterzelle (Fig. 1, *a*) vorhanden und machte dieselbe demzufolge eine Ausnahme von der Regel. Bei späteren Teilungen jedoch hatte der Faktor seine Bedeutung eingebüßt. In der anderen Tochterzelle der zweizelligen Reihe (Fig. 1, *b*) wirkten meiner Meinung nach zwei Faktoren nicht im entgegengesetzten, sondern im ähnlichen Sinn. Es waren die ungleiche Dicke der Zelle und ein anderer Faktor, die, wie in der Mutterzelle (von *a* und *b*, Fig. 1), den Kern und die Querwandbildung etwas nach der kernlosen Zelle verrückten. Beide Faktoren verursachten deshalb eine Verrückung des Kernes und der Querwandbildung in der Richtung der kernlosen Zelle. Bei späteren Teilungen drängte sich diese Erscheinung noch mehr in den Vordergrund. Daß bei den größeren Zellenreihen, nämlich bei den Reihen, die aus vier- und mehr Zellen zusammengesetzt waren, die beiden Endzellen sich bei der Querwandbildung auf ähnliche Weise verhielten, kann man dadurch erklären, daß bei den späteren Teilungen der eine Faktor, nämlich die ungleiche Dicke der Endzellen, an Bedeutung zugenommen hatte, während der andere Faktor viel eingebüßt hatte.

Die Teilung der ersten zweikernigen Zelle in zwei ungleiche Tochterzellen (Fig. 1, *a* und *b*), von denen die kürzere an die kernlose Zelle grenzt und die Wiederholung dieser ungleichen Verteilung bei der kürzeren Tochterzelle (Fig. 1, *a*) erklärt schon

einigermaßen, wie es kommt, daß die Zellen, die sich am nächsten bei der kernlosen Zelle befinden, die kürzesten sind. Nachdem ich bei verschiedenen Zellen das Wachstum studiert hatte, fand ich, daß noch ein dritter Faktor im Spiel war. Es zeigte sich, daß die Zellen, welche an kernlose Zellen grenzten, oft weniger stark wuchsen als ihre Schwesterzellen.

Was das Wachstum der Zellen der zweizelligen Reihen anbetrifft, bemerke ich, daß in den meisten untersuchten Fällen die beiden Zellen (Fig. 3, *a* und *b*) an kernlose grenzten (Fig. 3, *p* und *q*). Für ein vergleichendes Studium der an kernlose und nicht an kernlose Zellen grenzenden Zellen lieferte die Untersuchung der zweizelligen Reihen also wenig Resultate (siehe Tabelle VI).

Bei der Untersuchung der vierzelligen und größeren Reihen zeigte es sich aber unzweideutig, daß die an die kernlosen Zellen grenzenden Zellen (Fig. 4, *a* und *d*; Fig. 5, *a*; Fig. 6, *a* und *h*; Fig. 7, *a*) weniger stark wuchsen als ihre Schwesterzellen (Fig. 4, *b* und *c*; Fig. 5, *b*; Fig. 6, *b* und *g*; Fig. 7, *b*) und andere Zellen

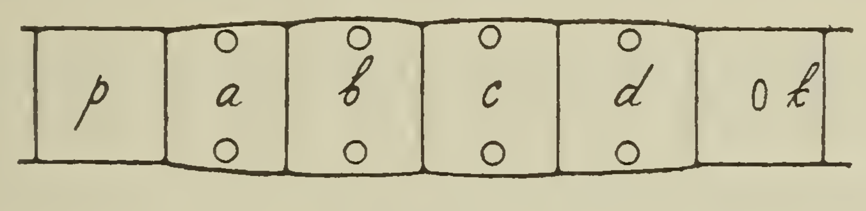


Fig. 5.

der Reihen. Dieses Resultat veranlaßte mich, nochmals zu erwägen, ob die kernlosen Zellen den angrenzenden kernhaltigen Nahrung entziehen. Eine vergleichende Untersuchung über das Wachstum der Endzellen, die an kernlose Zellen grenzten und die nur an kernhaltige Zellen grenzten und über das Wachstum ihrer Schwesterzellen führte zum Resultat, daß keine Gründe vorlagen, um das weniger starke Wachstum der an die kernlosen Zellen grenzenden Endzellen einer Entziehung von Nahrung durch die kernlosen zuzuschreiben. Es zeigte sich, daß auch die Endzellen (Fig. 5, *d*; Fig. 7, *h*), die an kernhaltige Zellen (Fig. 5, *k*; Fig. 7, *k*) stießen, weniger stark wuchsen als ihre Schwesterzellen (Fig. 5, *c*; Fig. 7, *g*) und andere Zellen der Reihen. Die letztgenannten Endzellen befanden sich durchaus nicht in einem günstigeren Verhältnis als die an die kernlosen stoßenden Endzellen.

Zur Erläuterung des Obenerwähnten verweise ich auf die verschiedenen Tabellen. Tabelle VII bezieht sich auf Tochterzellen der Zellen der zweizelligen Reihen, nämlich auf an kernlose Zellen grenzende Endzellen (Fig. 4, *a* und *d*; Fig. 5, *a*) und ihre Schwesterzellen (Fig. 4, *b* und *c*; Fig. 5, *b*). Von den 16 in Tabelle VII erwähnten Fällen war in 14 Fällen das Wachstum der an eine kernlose Zelle stoßenden Endzelle weniger als das Wachstum ihrer Schwesterzelle, während in zwei Fällen das Entgegengesetzte sich ereignete.

Die Angaben in Tabelle IX sind Reihen entlehnt, die aus mehr als vier Zellen zusammengesetzt waren, z. B. aus 8 (Fig. 6)

oder 16, und in welchen die Zellen sich deshalb noch ein- oder zweimal geteilt hatten. Von den 12 erwähnten Fällen war in 9 das Wachstum der an eine kernlose Zelle grenzenden Endzelle (Fig. 6, *a* und *h*; Fig. 7, *a*) weniger als das Wachstum ihrer Schwesterzelle (Fig. 6, *b* und *g*; Fig. 7, *b*), in zwei Fällen gleich demselben und in einem Falle etwas mehr. Im Allgemeinen ist das Wachstum der Endzellen auch weniger als das Wachstum anderer Zellen der Reihen.

Tabelle VIII dient speziell zur Vergleichung mit Tabelle VII. Sie bezieht sich auf ähnliche Reihen, doch auf die Endzellen (Fig. 5, *d*), die sich zwischen kernhaltigen Zellen (Fig. 5, *k* und *c*) befinden und auf ihre Schwesterzellen (Fig. 5, *c*). In vier der sechs Fälle ist das Wachstum der Endzelle weniger als das Wachstum ihrer Schwesterzelle, in einem Fall gleich demselben und in einem Fall mehr.

Tabelle X dient zur Vergleichung mit Tabelle IX. Sie bezieht sich auch auf ähnliche Reihen, doch auf zwischen kernhaltigen Zellen (Fig. 7, *k* und *g*) sich befindenden Endzellen (Fig. 7, *h*),

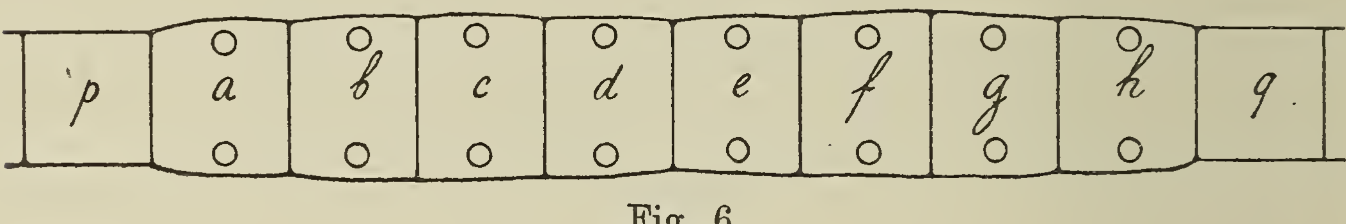


Fig. 6.

ihre Schwesterzellen (Fig. 7, *g*) und andere Zellen der Reihen. In allen fünf untersuchten Fällen zeigte es sich, daß das Wachstum der Endzellen weniger war als das Wachstum der anderen Zellen.

Faßt man die in Tabelle VII und VIII und IX und X erwähnten Angaben zusammen, so ergibt sich, daß in 84,5 % der Fälle das Wachstum der an eine kernlose Zelle grenzenden Endzelle weniger war als das Wachstum ihrer Schwesterzelle und in fast 86,5 % der Fälle war solches mit einer zwischen kernhaltigen Zellen sich befindenden Endzelle der Fall. Aus Obigem geht deshalb hervor, daß sowohl die Endzellen, welche an kernlose Zellen grenzten, als diejenigen, wobei solches nicht der Fall war, sich, was das Längenwachstum anbetrifft, zu ihren Schwesterzellen und anderen Zellen der Reihen auf ähnliche Weise verhielten. Es gibt also keine hinreichenden Gründe, um anzunehmen, daß das Fehlen der Kerne in den kernlosen Zellen das Wachstum der angrenzenden Zellen beeinträchtigt und daß die kernlosen auf Kosten der kernhaltigen leben und sogar etwas wachsen. Die Ursache, daß die Endzellen überhaupt weniger wuchsen als andere Zellen, muß nach meiner Meinung den Eigentümlichkeiten der Zellen selbst zugeschrieben werden.

Schließlich werde ich noch einige andere Resultate erwähnen, die ich bei der Wiederholung der Zentrifugalversuche erhielt.

Bei meinen ersten Versuchen hatte ich nur ein paar Mal eine kernhaltige chromatophorenfreie Zelle erhalten (vgl. S. 147). Jetzt beobachtete ich die Bildung mehrerer solcher Zellen und konnte auch die Bedingungen feststellen, unter welchen sie entstehen. Die in Teilung begriffenen Zellen müssen kurz sein. In diesem Fall ist es möglich, daß, wenn infolge des Zentrifugierens alle Chromatophoren und der Kern durch die Öffnung der sich bildenden Querwand getrieben worden sind, eine chromatophorenfreie, kernhaltige Zelle entsteht. Wenn die Spindel sich entwickelt, kommt es nämlich oft vor, daß der eine Tochterkern an die nahegelegene alte Querwand gedrückt wird und der andere durch die Öffnung der neuen Querwand zurückgedrängt wird. Demzufolge entsteht, wenn die Querwandbildung sich vollendet, eine chromatophorenfreie, kernhaltige Zelle.

In den kernhaltigen, chromatophorenfreien Zellen legt der Kern sich an die Wand und bewegt derselbe sich längs der Wand durch die Zelle. Bald befindet er sich an einer der Querwände, bald an der Längenwand. Es bilden sich keine Aufhängefäden.

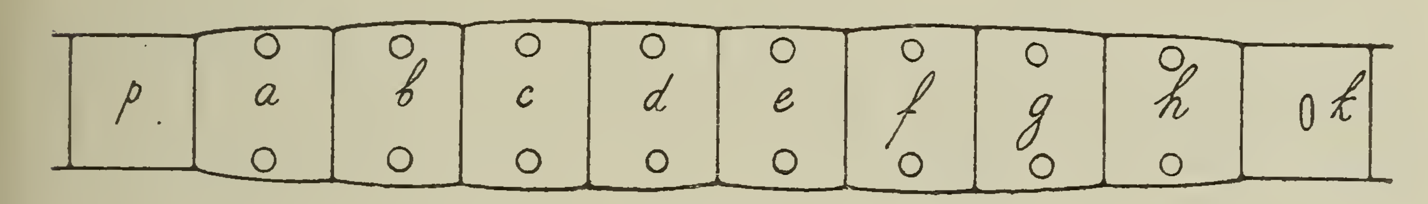


Fig. 7.

In kernhaltigen Zellen, in welchen sich auch ein Stückchen der Chromatophoren befindet, findet deren Bildung dagegen oft einigermaßen statt. Wie ich erwarten konnte, gingen die kernhaltigen Zellen ohne Chromatophoren nach einigen Wochen zu Grunde, ohne daß sie Nachkommen hervorgebracht hatten.

Wie auf S. 175 erwähnt, beobachtete ich nicht bei allen kernlosen Zellen eine anfängliche Zunahme des Turgors, nämlich nicht bei solchen, die keine Chromatophoren oder nur ein paar Stückchen derselben erhalten hatten. Jetzt habe ich bei mehreren kernlosen Zellen, auch bei solchen, die nur ein paar Stückchen von Chromatophoren enthielten, eine anfängliche Zunahme des Turgors beobachtet. Die Querwände bogen sich bisweilen stark nach außen. So erreichte z. B. bei zwei Zellen, deren Längenwand 112 und 114 μ lang war, die Zellachse eine Länge von 160 und 140 μ.

Wie bei meinen ersten Versuchen (S. 158) kam ich wieder zu dem Resultat, daß, wenn eine Zelle einen Überfluß an Kernmasse erhält, solches eine Verspätung der nächsten Teilung veranlaßt. Von 12 zweikernigen Zellen, die sich am 10., 11. und 13. Juni teilten, brachten 4 eine drei- und eine einkernige Zelle hervor, während die übrigen zweikernige Tochterzellen hervorbrachten. Die dreikernigen Zellen teilten sich drei bis fünf Tage später als ihre einkernigen Schwesterzellen, während die zweikernigen Schwesterzellen sich gleichzeitig oder einen Tag nach einander

teilten. Während bei den dreikernigen Zellen die Teilung bedeutend verspätet war, schien es, daß sie bei den einkernigen sich etwas verfrüht hatte. Die dreikernigen Zellen teilten sich im Durchschitt 7 bis 8 Tage nach ihrer Bildung, die zweikernigen 4 bis 5 Tage und die einkernigen 4 Tage.

Zuletzt richte ich die Aufmerksamkeit auf die große Sterblichkeit der zweikernigen Zellen einige Wochen nach dem Zentrifugieren. Während die Spirogyrafäden, infolge der schnellen Vermehrung und des starken Wachstums der einkernigen Zellen, sich kräftig entwickelten, sah ich in denselben ganze Reihen zweikernige Zellen zu Grunde gehen. Wie ich schon erwähnt habe, deutet eine derartige Erfahrung auf eine wenigere Lebensfähigkeit der zweikernigen Zellen (vgl. S. 164).

Tabelle V.

In dieser Tabelle ist für 36 Reihen, die aus zwei Zellen bestehen, jede mit zwei Kernen oder mit einem großen Kern in μ angegeben, wie lang die beiden Zellen bei ihrer Entstebung waren. In der ersten Spalte ist die Länge der an die zugehörige kernlose Zelle (Fig. 1, *p*) grenzenden Zelle (Fig. 1, *a*) angegeben, in der zweiten Spalte die Länge ihrer Schwesterzelle (Fig. 1, *b*). In der dritten Spalte ist angegeben, wieviel Prozent die erstgenannte Zelle größer (+) oder kleiner (—) war als ihre Schwesterzelle.

100	124	— 19	102	112	— 9	108	112	— 4	106	106	0
100	118	— 15	103	113	— 9	108	113	— 4	115	114	+ 1
100	117	— 15	96	103	— 7	91	94	— 3	107	105	+ 2
140	162	— 14	107	115	— 7	104	107	— 3	114	111	+ 3
96	109	— 12	84	89	— 6	104	107	— 3	116	113	+ 3
101	113	— 11	117	124	— 6	112	114	— 2	84	80	+ 5
98	109	— 10	131	140	— 6	97	98	— 1	108	103	+ 5
109	121	— 10	100	104	— 4	108	109	— 1	102	94	+ 8
112	125	— 10	102	106	— 4	115	116	— 1	157	135	+ 16

Tabelle VI.

Längenwachstum der Zellen der zweizelligen Reihen. In der ersten Spalte ist die Länge der an die zugehörige kernlose Zelle (Fig. 2 und 3, *p*) grenzenden Zelle (Fig. 2 und 3, *a*) bei der ersten Messung angegeben; in der zweiten die Länge ihrer Schwesterzelle (Fig. 2 und 3, *b*) bei der ersten Messung, die gleichzeitig mit der erstgenannten Messung stattfand. In den drei ersterwähnten Fällen stößt letztere Zelle an eine kernhaltige Zelle (Fig. 2, *k*); in den übrigen Fällen stößt sie an eine einer anderen Reihe zugehörige kernlose Zelle (Fig. 3, *q*). In der dritten und vierten Spalte ist die Länge der Zellen (*a* und *b*) bei der zweiten Messung angegeben. In der fünften Spalte ist der Zeitverlauf zwischen der ersten und zweiten Messung in Tagen angegeben. In der sechsten und siebenten Spalte das Wachstum in Prozenten. Die letzte Spalte erwähnt, wieviel Prozent das Wachstum der an die zu-

gehörige kernlose Zelle (*p*) grenzenden Zelle (*a*) stärker (+) oder weniger stark (—) war als das ihrer Schwesterzelle (*b*).

Erste Messung		Zweite Messung		Tage	Wachstum in Prozenten		Differenz in Proz.
103	125	128	163	3	24	33	— 27
126	112	187	164	3	48	46	+ 4
116	128	168	169	3	45	32	+ 41
102	94	136	142	3	33	51	— 35
136	167	151	190	4	11	14	— 21
122	118	151	150	1	24	27	— 11
107	109	162	160	4	51	47	+ 9
102	112	179	186	4	75	66	+ 14
100	118	189	199	4	89	69	+ 29
160	154	220	194	4	37.5	26	+ 44
110	130	155	166	3	41	28	+ 46

Tabelle VII.

Längenwachstum der Tochterzellen, die aus den Zellen der zweizelligen Reihen entstanden waren. In der ersten Spalte ist jedesmal die Länge einer Endzelle (Fig. 4, *a* oder *d*) erwähnt bei der ersten Messung; dieselbe grenzte an eine kernlose Zelle, die derselben Reihe (Fig. 4, *p*) oder einer anderen Reihe zugehörten (Fig. 4, *q*). In der zweiten Spalte ist jedesmal angegeben, wie lang ihre Schwesterzelle (Fig. 4, *b* oder *c*) bei der ersten Messung war, die gleichzeitig mit der der Endzelle stattfand. In der dritten und vierten Spalte ist die Länge beider Zellen bei der zweiten Messung angegeben. In der fünften Spalte ist der Zeitverlauf zwischen beiden Messungen angegeben; in der sechsten und siebenten Spalte das Wachstum in Prozenten. In der letzten Spalte ist in Prozenten angegeben, wieviel stärker (+) oder weniger stark (—) das Wachstum der Endzelle als das ihrer Schwesterzelle war.

Erste Messung		Zweite Messung		Tage	Wachstum in Prozenten		Differenz in Proz.
111	103	141	151	2	27	47	— 43
78	75	98	104	2	26	39	— 33
78	70	98	97	2	26	39	— 33
113	108	181	204	4	60	89	— 33
66	73	88	107	3	33	47	— 30
129	120	161	160	2	25	33	— 24
104	106	142	158	3	37	49	— 24
117	108	173	174	2	48	61	— 21
100	89	155	150	3	55	69	— 20
107	104	151	156	2	41	50	— 18
96	86	164	158	4	71	84	— 15
94	94	152	154	4	62	64	— 3
104	100	149	144	2	43	44	— 2
82	90	131	145	3	60	61	— 2
102	106	192	190	3	88	79	+ 11
106	110	183	174	3	73	58	+ 26

Tabelle VIII.

Längenwachstum der Tochterzellen, die aus den Zellen der zweizelligen Reihen entstanden waren. In der ersten Spalte ist jedesmal die Länge einer Endzelle (Fig. 5, *d*) erwähnt bei der ersten Messung; dieselbe befand sich zwischen zwei kernhaltigen Zellen (*c* und *k*). In der zweiten Spalte ist jedesmal angegeben, wie lang ihre Schwesterzelle (*c*) bei der ersten Messung war, die gleichzeitig mit der der Endzelle (*d*) stattfand. In der dritten und vierten Spalte ist die Länge beider Zellen bei der zweiten Messung angegeben; in der fünften Spalte der Zeitverlauf zwischen beiden Messungen; in der sechsten und siebenten Spalte das Wachstum in Prozenten. In der letzten Spalte ist in Prozenten angegeben, wieviel stärker (+) oder weniger stark (—) das Wachstum der Endzelle (*d*) als das ihrer Schwesterzelle (*c*) war.

Erste Messung		Zweite Messung		Tage	Wachstum in Prozenten		Differenz in Proz.
104	97	151	168	3	45	73	— 38
102	86	158	159	4	55	85	— 35
86	84	124	127	3	44	51	— 14
90	85	124	121	2	38	42	— 10
100	97	122	118	1	22	22	0
104	104	184	178	3	77	71	+ 8

Tabelle IX.

Längenwachstum der Enkeltochterzellen (Fig. 6, *a* bis einschließlich *h*) und folgender Nachkommen, die aus den Zellen der zweizelligen Reihen hervorgegangen waren. Die untersuchten Reihen bestanden höchstens aus 16 Zellen. In der ersten Spalte ist jedesmal die Länge einer Endzelle (Fig. 6, *a* oder *h*) erwähnt bei der ersten Messung; dieselbe grenzte an eine kernlose Zelle, die derselben Reihe (*p*) oder einer anderen Reihe zugehörte (*q*). In der zweiten Spalte ist erstens jedesmal angegeben, wie lang ihre Schwesterzelle (*b* oder *g*) bei der ersten Messung war, und weiter die Länge von ein paar folgenden Zellen der Reihe (z. B. *c* und *d* oder *f* und *e*). Die Zellen wurden jedesmal gleichzeitig gemessen. In der dritten und vierten Spalte ist die Länge derselben Zellen bei der zweiten Messung angegeben; in der fünften Spalte der Zeitverlauf zwischen beiden Messungen; in der sechsten und siebenten Spalte das Wachstum in Prozenten. In der letzten Spalte ist in Prozenten angegeben, wieviel stärker (+) oder weniger stark (—) das Wachstum der Endzelle als das ihrer Schwesterzelle war.

Erste Messung		Zweite Messung		Tage	Wachstum in Prozenten		Differenz in Proz.
72	67	82	82	1	14	22	— 36
	77		91			18	
	80		100			25	
100	87	142	138	2	42	59	— 28
	91		144			58	
	97		151			56	
93	82	129	124	1	39	51	— 23
	92		125			36	
	94		142			51	
102	90	158	152	2	55	69	— 20
	92		143			55	
	98		151			54	
138	146	160	172	1	16	18	— 11
	110		134			22	
	114		140			23	
97	84	114	101	2	18	20	— 10
	87		107			23	
	86		100			16	
67	62	80	75	1	19	21	— 10
	68		83			22	
	73		92			26	
106	97	130	121	1	23	25	— 8
	105		133			27	
	105		130			24	
84	80	125	122	2	49	52.5	— 7
	92		143			55	
	94		140			49	
109	103	128	121	1	17	17	0
	124		147			19	
	125		150			20	
93	89	112	107	1	20	20	0
	93		118			27	
	98		125			28	
106	97	137	124	1	29	28	+ 4
	122		132			8	
	124		149			20	

Tabelle X.

Längenwachstum der Enkeltochterzellen und folgenden Nachkommen der Zellen der zweizelligen Reihen. Die untersuchten Reihen bestanden höchstens aus 16 Zellen. In der ersten Spalte ist jedesmal die Länge einer Endzelle (Fig. 7, *h*) erwähnt bei der ersten Messung; dieselbe befand sich zwischen zwei kernhaltigen Zellen (*g* und *k*). In der zweiten Spalte ist erstens jedesmal angegeben, wie lang ihre Schwesterzelle (*g*) bei der ersten Messung war, und weiter die Länge von ein paar folgenden Zellen der Reihe (z. B. *f* und *e*). Die Zellen wurden jedesmal gleichzeitig gemessen. In der dritten und vierten Spalte ist die Länge derselben Zellen bei der zweiten Messung angegeben; in der fünften Spalte der Zeitverlauf zwischen beiden Messungen; in der sechsten und siebenten Spalte das Wachstum in Prozenten. In der letzten Spalte ist in Prozenten angegeben, wieviel stärker (+) oder

weniger stark (—) das Wachstum der Endzelle als das ihrer Schwesterzelle war.

Erste Messung		Zweite Messung		Tage	Wachstum in Prozenten		Differenz in Proz.
74	59	83	74	1	12	25	— 52
98	80	118	109	2	20	36	— 44
	94		128			36	
	105		139			32	
88	70	121	105	2	37.5	50	— 25
	77		112			45	
	82		120			46	
82	61	111	89	1	35	46	— 24
	63		96			52	
	63		97			54	
	69		102			48	
	69		107			55	
	71		110			55	
	80		115			44	
94	84	114	104	1	21	24	— 12.5
	89		111			25	
	95		120			26	

Figurenerklärung.

Die Vergrößerung der Figuren ist wie folgt: Fig. 1 bis einschließlich Fig. 9, Fig. 12 und Fig. 36 bis einschließlich Fig. 52 500 mal; Fig. 10, Fig. 11 und Fig. 13 bis einschließlich Fig. 35 250 mal; Fig. 53 und Fig. 54 1000 mal.

In den Figuren bedeutet: *q* Querwand, *p* Plasmamasse an der Querwand, *c* Chromatophoren, *s* Kernspindel, *k* Kern, *b* Plasmaschichtchen, *r* Ring auf der Querwand, *t* mittlerer Teil der Querwand, *h* Hervorragungen der Plasmamasse, *d* Verdickung der Plasmawand, *a* Kern mit abnormalen Körperchen, *z* Auswüchse an der Querwand, *f* Fettkügelchen, *v* kleine Vakuole, *g* Grube in der Plasmamasse, *n* verdickte Vakuolenwand, *w* Plasmawand, *u* große Vakuole. Ausgenommen Fig. 12 sind alle Figuren nach dem Leben gezeichnet.

Tafel IV.

Fig. 1. Fortsetzung der Kern- und Zellteilung nach dem Zentrifugieren.

Fig. 2. Das Protoplasma nach dem Zentrifugieren an der Querwand zu einer ellipsoidischen Masse zusammengeströmt.

Fig. 3. Das Protoplasma nach dem Zentrifugieren an der Querwand zu einer mehr oder weniger kugelförmigen Masse zusammengeströmt.

Fig. 4. Die vollendete Querwand, das Protoplasma dahingeflossen.

Fig. 5. Querwand mit weitem Ring ein wenig von der Seite gesehen.

Fig. 6. Querwand mit kleinem Ring ein wenig von der Seite gesehen.

Fig. 7. Einer der Tochterkerne gelangt während der Karyokinese in die chromatophorenfreie Zellhälfte.

Fig. 8. Dasselbe wie in Fig. 7, späterer Zustand.

Fig. 9. Querwandbildung, Plasmamasse an der Querwand mit Hervorragungen.

Fig. 10. Querwandbildung und Karyokinese nicht in der Mitte der Zelle.

Fig. 11. Karyokinese nicht in der Mitte der Zelle und Bildung von zwei Querwänden, eine in der Mitte der Zelle und eine zwischen den beiden Tochterkernen.

Fig. 12. Modifizierter Kern aus einer sehr langen Zelle, gezeichnet nach im Flemming'schen Gemisch fixiertem Material.

Fig. 13. Zelle mit in die Länge ausgezogenem Kern in der Öffnung der unvollkommenen Querwand.

Fig. 14. Große, dicke Zelle mit unvollkommenen Querwänden und zwölf Kernen.

Fig. 15. Lange Zelle mit unvollkommenen Querwänden und zwölf Kernen.

Fig. 16. Querwand mit Auswüchsen in den zwei Schwesterzellen.

Fig. 17. Drei Zellen, jede mit drei Kernen, von denen zwei mit normalen Nukleolen und eine mit abnormalen Körperchen.

Fig. 18. Zellenreihe aus einer Zelle entstanden.

Tafel V.

Fig. 19. Zwei Schwesterzellen mit abnormalen Kernen entstanden nach einer Karyokinese mit mangelhafter Spindelbildung.

Fig. 20. Bildung von zwei Querwänden weit von einander in einer Zelle mit unvollkommener Querwand.

Fig. 21. Bildung von zwei Querwänden nahe bei einander.

Fig. 22. Zelle mit zwei Kernen und unvollkommener Querwand.

Fig. 23. Zellenreihe, entstanden aus einer Zelle wie Fig. 13 vorstellt.

Fig. 24. Bildung von zwei Querwänden in einer Zelle mit unvollkommener Querwand.

Fig. 25. Einseitige Querwandbildung in einer Zelle mit sich außerhalb der Achse befindendem Kern.

Fig. 26. Zellenreihe aus einer Zelle entstanden. Bildung von zwei Querwänden in einer chromatophorenarmen Zelle.

Fig. 27. Nach Kern- und Zellteilung in einer Zelle mit zwei unvollkommenen Querwänden.

Fig. 28. Nach Kern- und Zellteilung in einer Zelle mit zwei unvollkommenen Querwänden.

Fig. 29. Nach Karyokinese und Bildung von zwei Querwänden nahe bei einander in einer Zelle mit zwei großen Kernen.

Fig. 30. Nach Karyokinese und Bildung von zwei Querwänden in einer vierkernigen Zelle.

Fig. 31. Querwandbildung in dem ausgedehnten Teil der Zelle, in welchem sich vor dem Zentrifugieren der Kern und die Chromatophoren befanden.

Fig. 32. Zweikernige Zelle mit Ausdehnungen zwischen zwei kernlosen.

Tafel VI.

Fig. 33. Nach Karyokinese und Bildung von zwei Querwänden in einer zweikernigen Zelle mit Ausdehnungen.

Fig. 34 und 35. Kernlose Zelle mit zwei wachsenden Chromatophoren. Fig. 34 oberes Chromatophor, Fig. 35 unteres Chromatophor.

Fig. 36 bis einschließlich Fig. 46. Bildung von Vakuolen in der gegen die eine Querwand liegenden Plasmamasse in einer kernlosen Zelle.

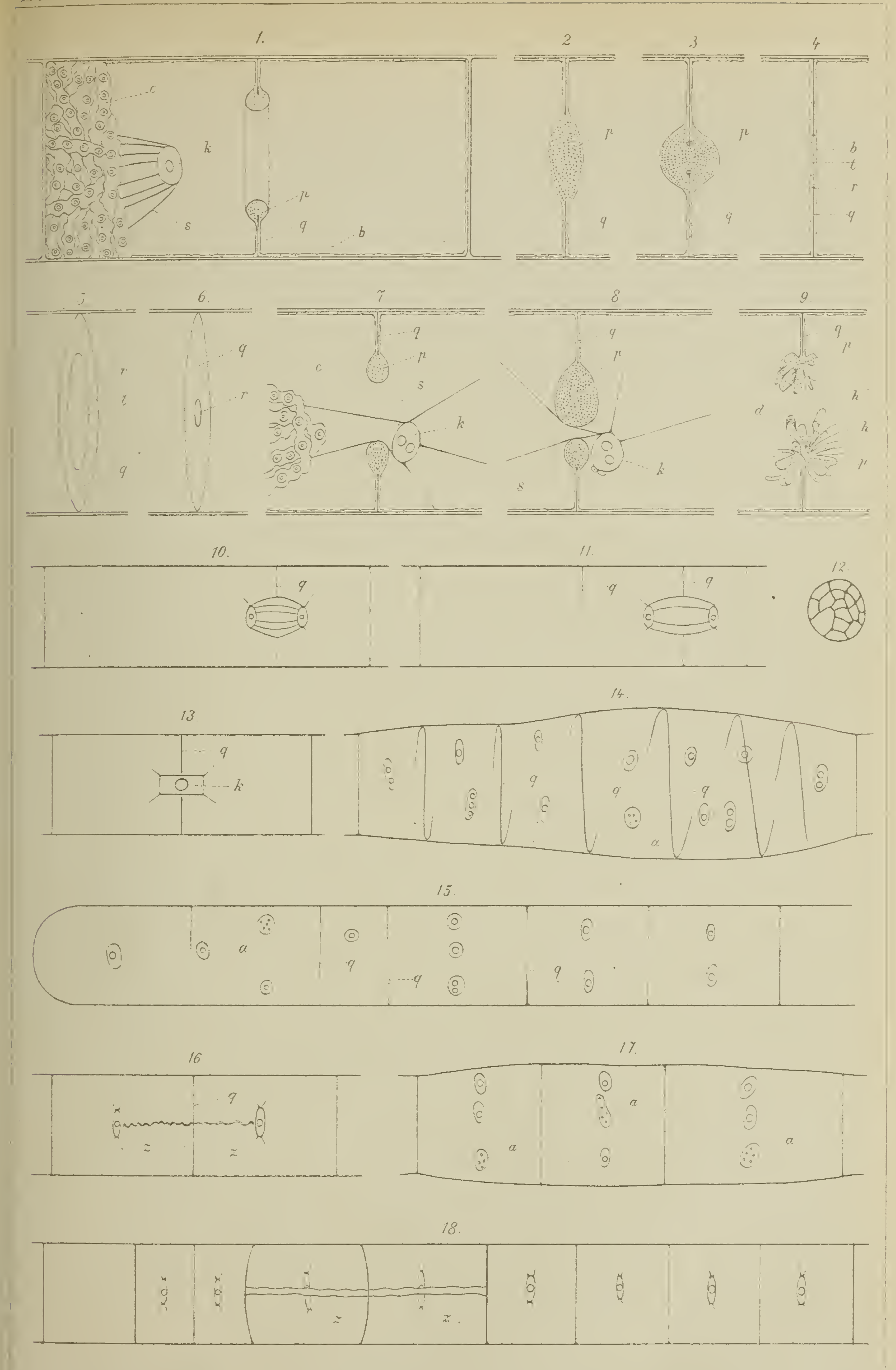
Fig. 47, Fig. 48 und Fig. 49. Bildung von Vakuolen in der Plasmamasse am innern Rande einer sich bildenden Querwand.

Fig. 50. Zelle mit Plasmawand durch die große Vakuole.

Fig. 51. Kernlose Zelle mit Plasma, aus dem viele kleine Vakuolen hervorgegangen sind.

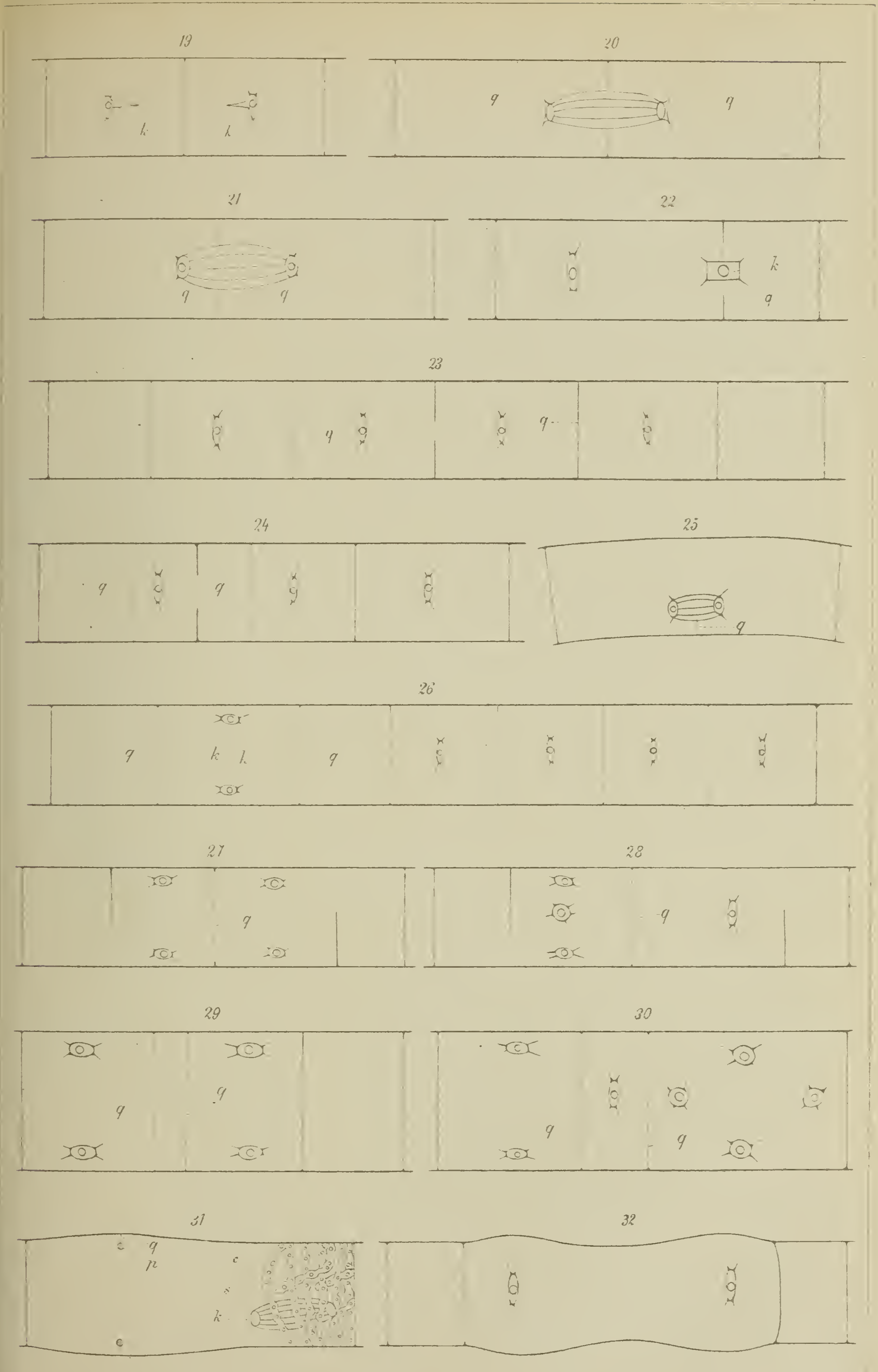
Fig. 52. Kernlose Zelle mit Plasma wie in Fig. 51, nach Hinzufügung einer zehnprozentigen Salpeterlösung.

Figur 53 und Fig. 54. Struktur des Plasmas in alten kernlosen Zellen bei verschiedener Einstellung.



C. van Wisselingh del. Verlag von C. Heinrich. Dresden-N.


BRITISH MUSEUM
B D
NATURAL HISTORY


19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32


BRITISH MUSEUM
B
D
NATURAL HISTORY

C. van Wisselingh del.

Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.



Die Struktur von Aloë dichotoma L., mit anschließenden allgemeinen Betrachtungen.

Von

Leonhard Lindinger.

Mit Tafel VII—X.

Der botanische Garten zu Hamburg erhielt im Herbst 1907 ein stattliches, vierköpfiges Exemplar einer *Aloë* Die Pflanze stammte aus Deutsch-Südwestafrika und gehörte nach Erscheinung und Blattform zu *Aloë dichotoma* L. Da sie nur Wurzelreste besaß und am Stammgrund angefault war, wurden die Faulstellen zunächst möglichst entfernt. Später stellte sich aber heraus, daß die Fäulnis weiter gegangen, die Pflanze rettungslos verloren war. So sehr dies nun bedauert werden muß, bot sich doch andererseits die nicht so bald wiederkehrende Gelegenheit, ein älteres Originalexemplar dieser Art in verhältnismäßig frischem Zustand zu untersuchen.

Von vornherein waren interessante Befunde zu erwarten. Die wenigen naturgetreuen Abbildungen, welche in der Literatur vorhanden sind, eine von Schimper (31: Fig. 360), wiedergegeben von Schenk (30: Taf. 28), eine andere von Passarge (22: 72), hier irrtümlicherweise als *Euphorbia dichotoma* bezeichnet, eine dritte von Rohrbach (28: 369), wiedergegeben von Berger (2: 317), lassen eine eigentümlich grobrissige, borkenartige Stammüberkleidung erkennen.[1]) Nach einer Angabe von Brown (3: 713) sagt im Jahre 1861 Chapmann über diese Stammdecke Folgendes: „The stems were smooth and round, but at the base the bark appeared to burst and curl off in large flakes as if thin veneers of fine satinwood had warped off the foundation they were laid on." Allerdings ist es ungewiß, ob es sich dabei um *Aloë dichotoma* oder eine verwandte Art handelte. Thiselton Dyers Abbildungen (41: 567 ff.) lassen Einzelheiten vermissen, dagegen konnte man die genannte Struktur an einer Abbildung sehen, welche vor einigen Jahren von

[1]) Der Vollständigkeit halber sei noch die verkleinerte Aufnahme der in Figur 1 der vorliegenden Abhandlung abgebildeten Pflanze erwähnt, die ich in der „Sonne" (Jahrg. IV. 1908. p. 223) veröffentlicht habe.

einer illustrierten Wochenschrift gebracht wurde und unzweifelhaft *A. dichotoma* darstellte (Daheim. 40. Jahrg. No. 38. p. 1).

Ferner macht Brown (3: 713) eine interessante Bemerkung über die Stammstruktur unserer Pflanze: „The wood, if wood it can be called, is very soft and light, a section of it shows something like the concentric rings of woody fibre seen in exogenous trees, separated by layers of large empty cells, but the skin or bark like covering is hard and of a firm texture."

Die äussere Erscheinung der Pflanze.

Noch am gleichen Tag, an dem die Pflanze eingetroffen war, hatte ich sie photographisch aufgenommen, die Aufnahme ist in Abbildung 1 wiedergegeben. Der dicke Stamm, welcher sich vollkommen hart anfühlte, ist zweimal gegabelt, unterhalb der Gabelungen etwas angeschwollen, im übrigen aber gleich den vier Ästen ausgesprochen kegelförmig, also der seltenere Fall nach der von Schoute (35 : 39 u. 48) vertretenen Ansicht, nach welcher die Stämme der Liliiflorenbäume (mit sekundärem Dickenwachstum) im allgemeinen Zilinderform besitzen. Die Stammlänge bis zur ersten Gabelung beträgt 1,15 m, davon befanden sich 0,15 m zur Zeit der Aufnahme im Boden, um der so gut wie wurzellosen Pflanze Halt zu geben. Über dem Boden (in 0,15 m Höhe vom Stammgrund gemessen) betrug der Umfang im vorigen Herbst 0,75 m, 20 cm unter der ersten Gabelung — an der dünnsten Stelle — waren es 0,32 m, dicht unter der Gabelung 0,40 m. Die an den Ästen wie an den nicht zu alten Stammteilen schwach glänzende Oberfläche ließ noch eine von den Blattnarben herrührende unregelmäßige Ringelung erkennen, d. h. unregelmäßig hinsichtlich der Ringform, im übrigen war sie gleichmäßig glatt.

Die ersten Äste (I und II) waren je 0,09 m lang und besaßen je 0,33 m Umfang. Nur sie waren annähernd zilindrisch, da die Kegelform durch die mit den Gabelungen zusammenhängenden Anschwellungen vernichtet war. Die weiteren Verzweigungen ergaben folgende Maße: Ast 1 Länge 0,14 m, Umfang 0,24 m, 2 Länge 0,16 m, Umfang 0,245 m, 3 Länge 0,15 m, Umfang 0,25 m, 4 Länge 0,14 m, Umfang 0,24 m, wobei der Umfang am Astgrund über der Gabelungsstelle genommen ist; unter den Blattrosetten ergaben sich als Umfang für Ast 1 = 0,19, 2 = 0,20, 3 = 0,225, 4 = 0,20 m. Die Länge wurde bis zur Blattrosette gerechnet. Der im Bild sichtbare regelmäßige Wuchs spiegelt sich in diesen Zahlen wieder. Eine vor kurzem vorgenommene zweite Messung lieferte die gleichen Zahlen.

Die vier Äste standen nicht im Viereck, sondern fast in einer Reihe, doch ist diese fächerartige Stellung während des Längenwachstums der Äste eingetreten. Die ursprüngliche Anordnung war derart, daß eine durch die Äste der Gabelungen zweiter Ordnung längsverlaufend gedachte Ebene senkrecht stand auf einer analogen Ebene durch die Äste der Gabelung erster Ordnung. Der weiteste

Abstand der Äste 1 und 4 betrug 0,45 m, unter den Rosetten gemessen. Eine hiermit möglicherweise vergleichbare Verschiebung der Gabeläste findet sich bei *Aloë plicatilis*, von welcher ich alte Exemplare in den botanischen Gärten von Erlangen und München habe beobachten können. Wenn sich bei dieser Art die Äste teilen, stehen ihre Blattfächer zuerst in einer Ebene, später findet eine Stellungsänderung statt, wodurch sie parallel neben-, nicht hintereinander zu stehen kommen. Nachdem die Äste der *A. plicatilis* zweizeilig beblättert sind, wird die Aststellung besonders auffällig; zudem stehen die Blattfächer alle in gleicher Richtung. Die Pflanze baut sich in solcher Art gewissermaßen aus parallelen, senkrecht stehenden Lamellen auf. Es ist nicht zu verkennen, daß die Richtungsänderung der Aststellung die mehr oder minder aufrechte Aststellung überhaupt begünstigt, wenn nicht erst ermöglicht; denn blieben die Äste alle in einer Ebene, so wären sie gezwungen, in der Ebene eines Halbkreises zu wachsen; abgesehen von den innersten müßten alle anderen Äste eine mehr und mehr nach unten geneigte Richtung einschlagen: eine für die Assimilation zum mindesten ungünstige Stellung. Sollte nun die bei *A. dichotoma* beobachtete Richtungsverschiebung der Äste regelmäßig vorkommen, so könnte man sie in Hinblick darauf, daß einmal eine solche bei Pflanzen mit rosettenförmig gestellten Blättern minder wichtig erscheint, andererseits die Blattstellung der Keimpflanzen der Aloïneen wohl durchgängig zweizeilig ist (vergl. auch 9: 7), als einen Hinweis auf die mutmaßliche Abstammung der *A. dichotoma* von dauernd zweizeilig beblätterten Formen etwa gleich der *A. plicatilis* auffassen.

Die gabelige Verzweigung ist keine echte Dichotomie, denn in den Gabelungen der untersuchten Pflanze konnte noch die Spur je eines terminalen Blütenstandes (siehe Abbildung 12) beobachtet werden. Berger gibt dagegen eine unabhängig vom Auftreten einer Infloreszenz erfolgende Gabelung („Dichotomie“) der Stämme von *A. bainesi*, *A. dichotoma*, *A. plicatilis* etc. an (2: 5). Wie aus der Stellung der Blätter bezw. Blattnarben erschlossen werden konnte, gehen die Gabelzweige genau wie bei *A. plicatilis*, *A. succotrina*, *Dracaena* (z. B. *D. draco*), *Yucca*, *Pandanus* (45) aus den sich gleichstark entwickelnden, normalen, exogenen Achselknospen zweier Laubblätter unterhalb des Blütenstandes hervor; wie bei den genannten Pflanzen ist das erste Blatt der Gabelsprosse der Hauptachse (dem Blütenstand) adossiert[1]). Ob auch bei *A. dicho-*

[1]) Wenn ich *Dracaena* unter den Pflanzen mit exogenen Achselknospen aufführe und deren erstes Blatt adossiert nenne, so ergibt sich ein Widerspruch mit Velenovskýs Angabe, daß das erste Blatt der endogen entstehenden Achselknospen von *Dracaena* transversal gestellt sei (43, sowie 44: 587). Da ich demnächst darauf zurückkommen werde, kann ich mich hier auf die Angabe beschränken, daß die Achselknospen zwar in die Rinde eingesenkt, aber als ganz normal exogen aufzufassen sind. Ihr erstes Blatt, das frühzeitig durch die Korkbildung zerstört wird, fällt fast in die Umrißlinie der Mutterachse, ist letzterer adossiert und (im Längsschnitt) wie ein Deckel über die nächsten Blätter bezw. Blattanlagen der Knospe gelegt. Ferner entsteht die sehr junge Knospe nicht im Zusammenhang mit der Mantelfläche des Zentralzilinders,

toma gelegentlich Dreiteilungen vorkommen, muß dahingestellt bleiben, sicher ausgeschlossen ist die noch höhere Astzahl, welche man den von Thiselton Dyer veröffentlichten Angaben und manchen Abbildungen entnehmen könnte. Desgleichen ließ sich nicht entscheiden, ob die falsche Dichotomie gelegentlich so zu erklären wäre, daß am nichtblühenden Hauptsproß eine Achselknospe ausgetrieben und sich ebenso stark entwickelt hat wie jener. Schimpers Abbildung zeigt an der alten Pflanze eine größere Zahl von Ästen, welche scheinbar auf gleicher Höhe stehen; bei genauer Betrachtung kann man aber die durch das Dickenwachstum undeutlich gewordene ursprüngliche Zweizahl der jeweiligen Gabeläste, besonders der ersten, noch einwandfrei feststellen. Siehe auch Tafel IV, Figur 13 und die Abbildungen von Passarge und Rohrbach-Berger. Aber nicht nach jedem Blühen tritt Verzweigung ein: Ast 1 der untersuchten Pflanze zeigt (in Abb. 1) einen älteren abgestorbenen Blütenstand, von einer Gabelung ist jedoch nichts zu bemerken. Nachdem nun nicht anzunehmen ist, daß dieser Blütenstand seitliche Stellung besessen habe im Gegensatz zu den terminalen, wird es richtiger sein, den Ast als Sympodium aufzufassen. Die auffallend langen, unverzweigten Äste der bereits mehrfach erwähnten Pflanze Schimpers und derjenigen Rohrbachs dürften ebenfalls solche Sympodien sein.t

Wieder anderen Aufbau besitzt der älteste Sammteil der Pflanze, der Teil unterhalb der ersten Gabelung. Nachdem die Blütenstände große Narben hinterlassen, wie in den Gabelungen festgestellt werden konnte, die glatte Stammdecke aber nirgends derartige Narben aufwies, so muß, nach Hausens Untersuchungen anderer Arten, auch für *Aloë dichotoma* der monopodiale Bau dieses Stammteils angenommen, der Blütenstand, welcher die erste Gabelung veranlaßt, als der erste betrachtet werden. Der Schluß, zu dem Hausen gelangt, daß der Sproß der nichtblühenden Aloëpflanze ein Monopodium, derjenige der blühenden ein innig verwachsenes Sympodium darstellt (9: 12), hat also auch für *A. dichotoma* Geltung, nur findet hier zwischen diesen beiden Sproßarten eine Einschaltung von unecht dichotomer Verzweigung statt; der blühende Sproß wechselt zwischen falscher Dichotomie und Sympodienbildung.

Anderweitige, reguläre Achselknospen habe ich weder bei *Aloë dichotoma* noch bei *A. plicatilis* deutlich entwickelt gefunden. Es ist zu vermuten, daß sich auch die anderen Aloëarten von der Wuchsform der *A. dichotoma* so verhalten. Das hängt m. E. mit der Größe des Vegetationsscheitels zusammen. Alle Liliifloren, welche mit breitem Vegetationsscheitel versehen sind, verzweigen sich normal entweder gar nicht oder so, wie es für *Dracaena draco* und die schon früher genannten Arten angegeben wird. Besitzen die Pflanzen dagegen Vegetationsscheitel von geringem Durchmesser, so tritt oft reiche Verzweigung durch Achselknospen ein. Ich er-

sondern ist, von ihr getrennt, in die Rinde eingesenkt, wie ein Längsschnitt durch eine beliebige *Dracaena*-Achse, z. B. *D. godseffiana*, unumstößlich beweist. Querschnitte sind zur Beurteilung der Sachlage wenig brauchbar.

innere an die strauchigen *Dracaena*-Arten (*D. elliptica, D. godseffiana*). Nach Wright (49) zeigt *D. reflexa* reiche Verzweigung.[1]) So treten auch in der Gattung *Aloë* bei kleineren Formen regelmäßig zur Entwicklung kommende Achselknospen auf, *A. arborescens* besitzt z. B. deren meist je drei (2—4) kollaterale, von denen meist nur die mittlere austreibt, stets in einer gewissen Entfernung vom Vegetationsscheitel und erst nach dem Absterben des betreffenden Blattes.

Die Stammoberfläche von *Aloë dichotoma* war unterhalb der Blattrosetten an den eben der Blattscheiden entkleideten Teilen gelblich-weiß, an den nächstälteren Teilen schwach glänzend und grünlich-braun-grau, von den Blattnarben schwach aber deutlich in dunklerem Ton geringelt. Diese Ringelung verschwand erst unterhalb der Mitte der Stammlänge in dem schimmernden Rehbraun der älteren Partien. Am Stammgrund waren die schmalen Reste der ursprünglichen Stammdecke weißgrau.

Die untere Stammhälfte besaß die ursprüngliche Überkleidung nur noch zum Teil. Die Oberfläche wies nämlich drei große (und einige kleinere) Längsrisse auf, deren Ränder an dem nach unten immer dicker werdenden Stamm weiter und weiter auseinander gewichen waren. An dem bedeutendsten, in Abb. 2 sichtbaren Riß, welcher bis unter die ältere Gabelung reichte, waren die Ränder dicht über dem Boden, also 0,15 m über der Stammbasis, auf 0,42 m des Stammumfangs von einander entfernt. Die Lücken, welche so in der ursprünglichen Stammdecke entstanden waren, zeigten sich durch ein gleichfalls sehr festes, mattes, hellbraunes, im Alter mehr graubraunes, schwach grünlich durchscheinendes Gewebe bedeckt, das in ziemlich regelmäßigen Abständen etwas hervortretende, den Rißwänden gleichlaufende Längsstreifen aufwies (Abb. 2). Ich will es als sekundäre Stammdecke der vorhin besprochenen primären gegenüberstellen. Die Risse sollen als solche erster Ordnung bezeichnet werden. Die sekundäre Decke hatte gleichfalls Längsrisse (zweiter Ordnung) aufzuweisen, welche ebenso überkleidet waren. Während nun in der primären Stammdecke nur Längsrisse festgestellt werden konnten — auch auf den zu Anfang erwähnten Abbildungen — wies die sekundäre Stammdecke in den Rissen aller Ordnungen solche auch in querer und schräger Richtung auf. Die Zahl der Risse, mit der Stammdicke zunehmend, steht in einem direkten Verhältnis zum sekundären Zuwachs. Die primäre Stammdecke wird durch die Risse in einzelne Streifen zerlegt, welche nach abwärts schmäler werden, ihre Ränder rollen sich auf, sie bröckelt von unten nach und nach ab und scheint sich auf diese Weise allmählich nach oben zurückzuziehen, während sich das sekundäre Gewebe immer mehr ausbreitet. An der von Schimper abgebildeten alten Pflanze ist die primäre Decke bis unter die älteste Gabelung zurückgewichen, auf den Abbildungen von Rohrbach und Passarge auch schon auf die Äste der ersten Gabelung.

---

[1]) Von mir an Pflanzen des botanischen Gartens zu Hamburg ebenfalls beobachtet. Velenovský's *D. reflexa* (44: Fig. 375) ist *Cordyline congesta.*

Auch die Rißränder des sekundären Gewebes biegen sich nach oben; während die jüngere Decke unter der älteren förmlich vorzudringen scheint — sie tut es auch wirklich —, nimmt die Ablösung und Einrollung der jeweils älteren zu. Das Verschwinden der primären Decke ist bereits erörtert worden. Die sekundäre Decke wird durch die verschieden verlaufenden Risse in einzelne Platten zerlegt, welche durch das stets neu stattfindende Einreißen und Aufrollen zuletzt abgestoßen werden und zu Boden fallen. Die Dicke der primären Decke beträgt etwa 1 mm. Das Gewebe ist durchscheinend, hornartig, sehr fest und biegsam, es läßt sich leicht abziehen, beim Durchschneiden leistet es dem Messer großen Widerstand. Die sekundäre Decke ist ähnlich, aber starr und womöglich noch härter.

Wie schon gesagt, steht die Stammdecke im Zusammenhang mit dem Sekundärzuwachs und so auch mit der Form des Stammes bezw. seines Querschnitts. Soweit die primäre Decke noch rundum zusammenhing, war der Stamm im Querschnitt rund. Aus den Längsrissen schienen seine inneren Gewebe förmlich hervorzuquellen, der Querschnitt wurde unregelmäßig (Abb. 2 und 3). Da die Stammdecke in der Hauptsache drei Längsrisse besaß, war der Stamm in diesen Teilen abgerundet dreikantig, die Basis durch weitere Risse mehrkantig geworden.

Auf der unteren Fläche der Stammbasis fanden sich Vorwölbungen, welche den Kanten entsprachen und als Ursprungsstellen der Wurzeln erschienen. Dazwischen wurden unregelmäßige wurzelfreie Vertiefungen bemerkt. Je näher der Peripherie die Wurzeln standen, desto größer war ihr Durchmesser. Ich entnahm einigen Resten folgende Maße:

1.	Wurzel:	Durchmesser	am Stamm	7	mm,			
2.	„	„	„ „	8,5	„			
3.	„	„	„ „	10	„	Umfang	33	mm
		„	in 3,5 cm Länge	9	„	„	30	„
4.	„	„	am Stamm	12	„	„	44	„
5.	„	„	„ „	17	„	„	55	„
		„	in 3,5 cm Länge	17	„	„	55	„
6.	„	„	am Stamm	13	„	„	45	„
		„	in 3,5 cm Länge	13	„	„	45	„
7.	„	„	am Stamm	12 u. 15 (oval)	„	„	45	„
		„	in 3,5 cm Länge	16	„	„	52	„

Die Korkhaut, welche die Wurzelreste bedeckte, war regelmäßig quer geringelt, die Wurzeln ringförmig bald etwas dünner, dann wieder dicker; die einzelnen Ringe hielten Abstände zwischen 3 und 6 mm inne.

Soweit sich erkennen ließ, waren vor nicht zu langer Zeit auch die innersten — die ältesten — Wurzeln noch lebendig gewesen.

Die an Ast 1 befindliche Infloreszenz (Fig. 1) gab keinen Anlaß zu besonderen Bemerkungen.[1])

Der innere Bau.

1. Die Grundzüge.

Nachdem endgiltig feststand, daß die Pflanze verloren war, stand der Untersuchung des Stamminnern nichts mehr im Weg. Die Stammbasis war unbrauchbar: Nach der Entfernung der Korkbedeckung, welche sich in zusammenhängenden großen Stücken abheben ließ, wurde eine schwarze, faulige faserige Masse sichtbar, welche aus locker stehenden, hin- und hergeschlängelten, allenthalben anastomosierenden Gefäßbündeln bestand. Man konnte noch erkennen, daß dieses Gewebe auch die Unterseite bedeckte und daß aus ihm die Wurzeln den Ursprung nahmen; es wurde von den Wurzeln also nicht durchbrochen.

Nun wurde der Stamm in etwa 20 cm von der Basis durchgesägt. Hier hatte die Zersetzung nur etwa ein Drittel des Querschnitts ergriffen, obwohl sich zerstörte Partien über die ganze Fläche erstreckten (die dunklen Teile in Abb. 3 a). Ein weiterer Querschnitt wurde in ungefähr 50 cm Höhe von unten genommen, nur einzelne ringförmige Zonen waren angegriffen, sie sind an der dunkleren Färbung kenntlich (Abb. 3 b).

Die in Abb. 3 wiedergegebenen Querschnitte lassen zunächst zwei deutlich verschiedene Teile erkennen, einen runden inneren, der durch ein lockeres Fasergewebe ausgefüllt und von einer festen ringförmigen Zone umgeben ist, und einen teilweise mächtigen äußeren von unregelmäßiger Gestalt. Dieser zweite Teil erscheint fester und weist zahlreiche konzentrische Zonen auf. Bei der mikroskopischen Prüfung erweist sich der den inneren, runden Teil, den primären Zentralzilinder, umgebende geschichtete Teil als unzweifelhafter sekundärer Zuwachs. Außerdem findet man bei näherer Betrachtung, daß der Zentralzilinder von einem ziemlich breiten, festen Ring umgeben ist, daß im sekundären Teil weichere und härtere Schichten abwechseln, daß die Gefäßbündel anscheinend regellos und ziemlich locker beide Schichten durchlaufen. Ferner entdeckt man außen einen festen Korkmantel und darunter eine schwache Rinde.

Die Maße der beiden Querschnitte sind folgende. Der mit *a* bezeichnete Schnitt ist, wie bereits gesagt, in einer Höhe von etwa 20 cm (von unten) durch den Stamm gelegt. Hier betrug der Umfang

[1]) Wenn Wiesner (Organographie und Systematik der Pflanzen. 2. Aufl. Wien 1891. p. 263) einigen Aloëarten Blütenschäfte von 20 m Höhe zuschreibt, so dürfte das als eine Verwechslung mit der Stammhöhe zu betrachten sein.

0,50 m, der größte Durchmesser, auf der Linie d gemessen, 0,17 m. Diese 0,17 m setzen sich aus folgenden Einzelmaßen zusammen: Zuwachs z einschließlich Rinde und Kork = 0,069 m, innere feste Zone r = 0,002 m, primärer Zentralzilinder p = 0,039 m, r_1 = 0,002 m, z_1 = 0,058 m. In der weiteren Entfernung von 3 cm wurden nachstehende Maße ermittelt: Umfang 0,48 m, größter Durchmesser 0,158 m: z = 0,059 m, r = 0,002 m, p = 0,046 m, r_1 = 0,002 m, z_1 = 0,049 m. Die zweite dem Stamm entnommene Scheibe ergab gegen 50 cm von unten: Umfang 0,412 m, größter Durchmesser 0,134m: z = 0,03 m, r = 0,002 m, p = 0,073 m, r_1 = 0,027 m, z_1 = 0,027 m, es sind die auf der Linie d erhaltenen Maße in Abb. 3 b. Die vierte Schnittfläche in 53 cm von der Basis ergab: Umfang 0,39 m, größter Durchmesser 0,124 m: z = 0,028 m, r = 0,002 m, p = 0,071 m, r_1 = 0,002 m, z_1 = 0,021 m. Der gleichfalls abgenommene Ast 3 hatte in 11,5 cm Entfernung von der Gabelung 0,22 m Umfang und 0,07 m Durchmesser, wovon 0,064 m auf den Zentralzilinder entfielen. In 13,5 cm Entfernung von dem genannten Punkt betrug der Umfang 0,215 m, der Durchmesser 0,068 m, der Zentralzilinder besaß 0,065 m Durchmesser. In einer Entfernung von 3,5 cm vom höchsten Punkt des flach gewölbten Vegetationsscheitels hielt sich der Durchmesser des Astes auf 0,07 m, der des Zentralzilinders auf 0,066 m.

Die in Abb. 3 wiedergegebenen Querschnitte waren mit dem Rasiermesser glattgeschnitten und darauf einige Tage der Wärme ausgesetzt worden, um durch die Einschrumpfung der weicheren Zonen die festeren besser hervortreten zu lassen. Die radiale Zellanordnung hatte dabei das Auftreten zahlreicher Radialrisse in den weichen Zonen zur Folge, welche eben diese Anordnung noch deutlicher erkennen lassen. Ein Teil von Abb. 3 *b* ist in Abb. 4 in schwacher Vergrößerung dargestellt. Man sieht deutlich den Zentralzilinder (d. h. den primären = p), dann den Zuwachs (z), nach außen die Korkschicht (k und k_1). Die Rinde (*ri*) ist unklar. Die primäre Korkhaut (k) ist von *a* bis *b* durch die sekundäre Korkhaut (k_1) ersetzt, welche beiderseits unter dem aufgebogenen Rißrand der primären hervorkommt. Zugleich aber erkennt man eine von außen nach innen an Durchmesser abnehmende, den Rißrändern entsprechende Änderung im Verlauf der Radialreihen des Zuwachses, welche sich bis auf die den primären Zentralzilinder umgebende feste Zone verfolgen läßt.

2. Der primäre Zentralzilinder.

Die vorhin aufgeführten, den primären Zentralzilinder betreffenden Maße ergeben, daß sein Durchmesser von unten nach oben zunimmt, im Stamm wie im Ast. Obwohl diese Zunahme nur an einzelnen Stellen beobachtet worden ist, kann doch als sicher angenommen werden, daß sie bis zu einer gewissen Grenze anhält, worauf der erreichte Durchmesser bis zur nächsten Gabelung im Durchschnitt beibehalten wird. Der primäre Zentralzilinder stellt demnach in seiner Jugend einen umgekehrten Kegel dar, so daß

Schoutes Schema der Bildung des primären Monokotylenstammes (35) auch für *Aloë dichotoma* zutrifft.

Der Verlauf der Blattspurstränge bietet nichts Besonderes, im allgemeinen ist er gleich dem von *Nolina recurvata,* den kürzlich Hausmann (10: 75 ff.) geschildert hat. Die Blattspurstränge biegen vom Blatt her in einem Winkel von etwa 75° nach unten und innen, laufen schräg bogenförmig bis zur Mitte des Zentralzilinders und biegen dann nach unten und außen um, worauf sie nach allmählicher Annäherung an die Peripherie des Zentralzilinders — der absteigende Bogenast ist doppelt bis dreimal so lang wie der aufsteigende — dieser wenige mm parallel laufen, auch wohl auf eine sehr kurze Strecke sich nochmals entfernen und wieder zurückkehren, und dann mit einem älteren Blattspurstrang anastomosieren bezw. verschmelzen (vergl. Abb. 7). Die schwächeren Blattspurstränge, d. s. die im Blatt den Seitenrändern genäherten Bündel, biegen schon in wechselnd geringerem Abstand von der Mitte des Zentralzilinders nach unten. Ein gefäßbündelfreies Mark, wie es Meneghini (18) für *Dracaena draco* (Tafel V), *Yucca draconis* (Tafel VI) und *Yucca gloriosa* (Tafel IX) abbildet, und das Hausmann nach seiner Angabe (10: 65, 76 und 79) bei *Nolina recurvata* gefunden hat, kommt nach meinen Befunden bei *Aloë dichotoma* nicht vor, allerdings habe ich mir auch keine besondere Mühe gegeben, es zu finden.

Der breite Vegetationsscheitel besitzt ein deutliches Meristem, das sich von den Primärmeristemen anderer Monokotylen gleicher Wuchsform nicht unterscheidet. Bemerkenswert ist, daß man noch in älteren Teilen des primären Zentralzilinders deutlich radiale Zellenzüge unterscheiden kann, wie deren in Abb. 6 links oben sichtbar sind.

Das sich unmittelbar an die urmeristematischen Teilungen im Gipfel des Vegetationsscheitels anschließende Primärmeristem (im engeren Sinn) besteht aus wenigen Zellschichten, ist ein Etagenmeristem und setzt sich ohne Unterbrechung in das „Sekundärmeristem" fort, d. h. eine Grenze zwischen Primär- und Sekundärmeristem, wie man sie nach den Befunden bei *Aloë arborescens* und verschiedenen *Cordyline-* und *Dracaena*-Arten angenommen hat, ist nicht vorhanden. Die gleiche Beobachtung haben übrigens Hausmann an *Nolina recurvata,* de Bary (1: 636) an *Aloë plicatilis, Nolina recurvata, Calodracon jacquini, Yucca recurvata* und Poulsen an *Aloë arborescens* gemacht (Botanisk Tidsskrift 1892/93).

Es ist klar, daß das Vorhandensein eines vom Scheitel bis zur Stammbasis reichenden Meristemmantels die scharfe Abgrenzung des primären Zentralzilinders gegen den Sekundärzuwachs unmöglich macht. Sonst setzt man die Grenze des primären Zentralzilinders da an, wo die Radialstellung der Zellen beginnt. Denn die Teilungen im Primärmeristem haben keine deutlichen radialen Zellreihen zur Folge, weil jede einzelne Zelle nur wenige Teilungen erfährt und die neugebildeten Zellen sich bald abrunden. Wie Hausmann (10: 66 f.) z. B. nachweist, kann man auf diese Weise

die Grenze zwischen den Produkten beider Meristeme von *Nolina recurvata* ziehen. Bei *Aloë dichotoma* schlägt jedoch ein Versuch in dieser Hinsicht fehl. Wie schon gesagt worden ist, kann man auch im primären Zentralzilinder radiale Zellreihen unterscheiden (Abb. 6 links). An diese schließt sich ohne Unterbrechung eine Zone von deutlich radial geordneten Zellen an. Zum Verständnis dieser Zellen ist es nötig, daß ich vorgreifend den anscheinend inneren Teil des Sekundärzuwachses schildere.

Bei der Erläuterung der in Abbildungen 3 und 4 wiedergegebenen Stammquerschnitte ist auch eine feste Zone (*r* der Abbildungen) erwähnt worden. Sie setzt sich aus radialen Reihen verholzter und reich getüpfelter Zellen zusammen; die ganze Zone ist von vielen sowohl längs wie quer (ringförmig um den Zentralzilinder) laufenden stammeigenen Bündeln durchzogen, sodaß ein Längsschnitt annähernd ebensoviele quer durchschnittene Bündel zeigt wie ein Querschnitt. Der innere Teil dieser festen Zone ist mit den Enden der Blattspurstränge zu einer mechanischen Einheit verbunden, die Lücken im Geflecht der Strangenden werden von Zellen ausgefüllt, welche von den äußeren Zellen der festen Zone nicht abweichen, wenn wir davon absehen, daß sie etwas, häufig nur unmerklich, abgerundet sind. Nach außen schließt dann der später zu schildernde fernere Sekundärzuwachs an.

Ich neige nun zu der Ansicht, daß diese feste Zone als der Abschluß des sogenannten primären Zentralzilinders zu betrachten ist, denn ich habe bei einer anderen Liliiflore eine völlig analoge (vielleicht besser homologe) Bildung vorgefunden, bei welcher der Verdacht einer Zugehörigkeit zum Sekundärzuwachs ausgeschlossen ist. In Abbildung 5 sind zwei verschieden alte Querschnitte (links der ältere, *a*) durch den Stamm von *Puya chilensis* zu sehen. Man erkennt deutlich, daß das von zahlreichen Bündeln durchzogene Gewebe des Zentralzilinders von einer dünnen festen Zone umschlossen ist, welche im älteren Stammteil ununterbrochen fortläuft, während sie im jüngeren Teil Lücken[1]), die Austrittsstellen der Blattspurstränge, besitzt. Sie besteht wie die geschilderte Zone von *Aloë dichotoma* aus verholzten Parenchymzellen; innen liegt das Geflecht der Endigungen der Blattspurstränge an, durchzogen wird sie von stammeigenen Bündeln wie die entsprechende Zone der Aloë. Die verholzten Parenchymzellen sind aber nur selten mehr radial gestellt, am häufigsten noch gegen die Peripherie, im übrigen ist die Radialstellung verwischt. Diese feste Zone im Stamm von *Puya chilensis* kann nicht zum Sekundärzuwachs gerechnet werden, weil ein solcher entgegen der von Schoute (34: 22) betreffs *Puya* geäußerten Vermutung nicht vorhanden ist[2]).

Andererseits könnte man die Grenze des primären Zentralzilinders an der Außenseite des Geflechts der Blattspurendigungen suchen, da, wo die streng radiale Stellung der verholzten Parenchym-

---

[1]) Lücken im Querschnitt, in Wirklichkeit Löcher.

[2]) Das Vorkommen von sekundärem Dickenwachstum im Stamm von anderen *Puya*-Arten ist jedoch nicht direkt ausgeschlossen, wenn auch unwahrscheinlich; Schoute hat auch nur allgemein *Puya* genannt.

zellen beginnt. Wir hätten dann das Verhältnis, welches Hausmann für *Nolina recurvata* angegeben hat. zumal man auch bei *Aloë dichotoma* eine Verschiedenheit in der Art der Zellneubildung durch das Meristem nicht zu verkennen vermag, indem im inneren Teil der festen Zone die jeweiligen Initialen des Etagenmeristems nur wenige Zellen bildeten, während ihre Tätigkeit im äußeren, größeren Teil der genannten Zone von längerer Dauer war: Abbildung 6 läßt das deutlich erkennen. Wenn ich mich trotzdem für die Zugehörigkeit auch des Teiles der festen Zone, welcher die stammeigenen Bündel enthält. zum primären Zentralzilinder entscheiden möchte, so stütze ich mich auf den mitgeteilten Befund bei *Puya chilensis*.

Das Eine ist jedoch klar: eine sichere Grenze zwischen dem primären Zentralzilinder und dem Sekundärzuwachs läßt sich bei der untersuchten Art nicht ziehen.

3. Der Sekundärzuwachs.

Der primäre Zentralzilinder wird von einem mächtigen sekundären Teil umgeben, dem Ergebnis des früher erwähnten Meristems, das sich ohne Abgrenzung an das Primärmeristem anschließt und auch auf der unteren Fläche der Stammbasis vorhanden ist. Das Meristem ist weit am Stamm herab ein Etagenmeristem, die jeweiligen Initialzellen sind aber sehr lang tätig. Wie bei allen anderen Monokotylen, welche sekundäres Dickenwachstum zeigen, werden auch bei *Aloë dichotoma* Grundgewebe und darin eingelagerte Gefäßbündel gebildet; abweichend von den bisher darüber bekannten Tatsachen, soweit sie baumartige Formen betreffen, treten nur verhältnismäßig sehr wenige Bündel auf, die Hauptmasse des Zuwachses besteht aus Grundgewebe. Die sekundären Gefäßbündel bieten keinen Anlaß zu besonderen Bemerkungen, sie sind auf dem Querschnitt oval bis breit bandförmig (in radialer Richtung); dabei ist allerdings zu berücksichtigen, daß der auf dem Querschnitt sichtbare längere Radialdurchmesser, welcher sich mit der Entfernung vom Stammzentrum von Bündel zu Bündel bis zu einem gewissen Grad steigert, bedeutender erscheint als er in Wirklichkeit ist, weil der Bündelverlauf der Längsachse des Stammes nicht parallel ist: das Meristem liegt im älteren Stamm nicht in der Mantelfläche eines Zilinders, sondern eines Kegels. Nachdem nun die Meristemtätigkeit in den unteren Stammteilen etwas energischer ist als in den oberen, lassen sich die einzelnen Zuwachsschichten mit ineinandersteckenden Kegeln vergleichen; der Winkel des durch die Längsachse gelegten Schnittes wird von Kegel zu Kegel stumpfer; die Gefäßbündel werden daher auf dem Querschnitt immer schräger getroffen, je tiefere Stammteile untersucht werden.

Das Grundgewebe erscheint in zweierlei Ausbildung. Einmal besteht es aus dünnwandigen, radial gestreckten Zellen, die auf dem Querschnitt rechteckig, auf dem Längsschnitt meist sechseckig erscheinen; vergl. die Abbildungen 8—10. Mit diesen Zonen lebender Zellen, der Hauptmasse des Zuwachses, wechseln Lagen

von andersartigen Zellen ab. Letztere sind tot, verholzt, mit vielen einfachen Tüpfeln versehen, sie sind kürzer als die dünnwandigen Zellen (Abbildungen 8—10). Sie entstehen nicht durch nachträgliche Veränderung der dünnwandigen Zellen, sondern werden abwechselnd mit deren Lagen vom Meristem erzeugt (Abb. 8). Als erste derartige Zone kann man diejenige betrachten, welche als fester Mantel den primären Zentralzilinder umgibt, dieser selbst ließe sich dann mit den Zonen der dünnwandigen Zellen vergleichen. Die Schichtzahl der festen Zonen nimmt anfangs von innen nach außen ab, die innerste — erste — besteht aus etwa 16 Lagen (Abb. 6), die nächststarken aus etwa 7—8 (Abb. 10); später sind sie fast stets nur ein- bis zweischichtig. Auf ihre Bedeutung werde ich noch zurückkommen. Die Gefäßbündel sind von einem einschichtigen Mantel ebensolcher verholzter Zellen auch in den Zonen der dünnwandigen Zellen umgeben.

Die Blattspurstränge werden vom Meristem fortgesetzt: Die Fortsetzungen verlaufen den radialen Zellenzügen parallel und setzen sich aus schmalen, langgestreckten Elementen zusammen, deren eine dünnwandig und mit lebendem Inhalt versehen den dünnwandigen Parenchymzellen ähneln, die anderen sind tot, verholzt, reich an einfachen Tüpfeln und zeigen eine entsprechende Ähnlichkeit mit den Zellen der festen Zonen. Die verholzten Zellen begleiten die „Markstrahlen“ auch durch die dünnzelligen Zonen, sind hier aber rings um die dünnwandigen „Markstrahl“-zellen zerstreut und von einander durch dünnwandige Zellen getrennt; die festen Zonen durchsetzen sie als annähernd geschlossene Bündel mit zentralem dünnwandigem Teil. Sie werden von sehr langgestreckten Raphidenzellen begleitet. In Abbildung 9 ist eine solche markstrahlähnliche Bündelfortsetzung im Längsschnitt wiedergegeben.

Die geschilderten Zonen besitzen Kegelform, wie bereits gesagt worden ist. Sie setzen sich nach oben an die innere feste Zone an, wodurch deren wechselnde Zellenzahl erklärt wird. Die innere feste Zone selbst begleitet (und bekleidet) dagegen den primären Zentralzilinder durch den ganzen Stamm (mit Ausnahme der Spitze), ein weiterer Grund, sie dem Zentralzilinder zuzurechnen.

Die Zellen des Zuwachses stehen in radialen Reihen. Da der Durchmesser der neugebildeten Zellen innerhalb gewisser Grenzen stets der gleiche bleibt, werden sukzessive neue Zellreihen durch radiale Teilungen eingeschaltet, wodurch sich die Richtung der Zellenzüge natürlich um ein Geringes ändert. Es liegt in der Natur der Sache, daß diese Verdoppelung einzelner Zellreihen auf dem ganzen Umfang des Stammes stattfinden kann. Außerdem läßt sich noch eine weitere Richtungsänderung der radialen Zellreihen feststellen, welche auf gewisse Teile des Stammumfangs beschränkt ist, aber an jedem Punkt desselben einsetzen kann. Der in Abbildung 4 dargestellte Teil eines Stammquerschnitts enthält eine solche Partie. Man erkennt, daß der Teil des Zuwachses, der das Dreieck *abc* aus dem Ganzen herausschneidet, abweichend orientiert ist. Zugleich bemerkt man, daß die primäre Stammdecke zwischen den Punkten *a* und *b* eine Lücke aufweist, welche von

der sekundären Stammdecke ausgefüllt ist. Die Zellreihen des Zuwachses stehen im betreffenden Teil ebenfalls radial hinsichtlich des primären Zentralzilinders, jedoch nur wenige setzen an ihn an, die Mehrzahl zweigt sich in spitzem Winkel vom anderen Zuwachsteil ab, dessen an den Ausschnitt *abc* angrenzenden Zellreihen geknickt erscheinen. Abbildung 10 zeigt die Richtungsänderung, welche hier am äußeren Rand einer festen Zone einsetzt.

Die Ursache dieser absonderlichen, bisher von keiner anderen Monokotylen bekannten Erscheinung ist in der Beschaffenheit der Stammdecke zu suchen. Wie hier vorgreifend bemerkt werden muß, besteht diese aus einem äußerst widerstandsfähigen Korkgewebe, dessen Zellen in nahezu unzerreißbarem Verband stehen. Da die Korkhaut nun ein totes Gewebe ist, wird sie durch das Auftreten der Meristemprodukte immer mehr gespannt und muß endlich doch nachgeben. Das geschieht aber nur an wenigen Stellen, wo sie von unten her einreißt, wodurch die schon erwähnten Längsrisse entstehen. Unter den Rißstellen ist die eingetretene Spannung wieder aufgehoben, der nun darunter erfolgende Zuwachs zeigt gegenüber demjenigen in den anderen Stammteilen ein etwas beschleunigtes Wachstum und häufige Verdoppelung der Zellreihen. Die Folge davon ist, daß die von einer neuen Korkhaut bedeckten Lücken über den bisherigen Stammumfang hervortreten, sodaß da, wo sich zwei solche Partien nahekommen, eine wahre Rinne entsteht (Abb. 3a bei *v*). Die von den intakt gebliebenen Teilen der Korkhaut bedeckten Zuwachsteile bleiben fest mit ihr verbunden, die Zellenzüge des Zuwachses werden deshalb etwas seitwärts gezogen, sodaß sie nicht mehr genau radial verlaufen. In Abbildung 4 sind diese Verhältnisse gut zu erkennen. Da die sekundäre Korkhaut womöglich noch fester ist als die primäre, treten auch in ihr nach Bedarf Risse auf, welche die gleichen Erscheinungen zur Folge haben. Die beiden Stammquerschnitte in Abbildung 3 zeigen eine große Anzahl solcher keilförmig in den Zuwachs eingeschobenen Partien.

Die Elemente des Sekundärzuwachses sind gleich denen des primären Zentralzilinders gelb gefärbt.

Der mächtige Sekundärteil im Stamm der *Aloë dichotoma* erweist für diese Art Morots Annahme, daß die Meristemtätigkeit bei den Aloïneen eine zeitlich begrenzte sei,[1]) ohne weiteres als falsch, ebenso unzutreffend ist sie hinsichtlich der anderen größeren und großen Aloën. Für die kleinen Formen ist sie gleichfalls unwahrscheinlich, das Gegenteil ist aber noch nicht bewiesen.

4. Die Rinde.

Die primäre Rinde wird zentripetal gebildet, eine Bestätigung der Angabe Mangins (17). Die Zellen runden sich bald ab, die ursprüngliche radiale Stellung verschwindet. Wenige Millimeter

[1]) Morot, A., Recherches sur le péricycle ou couche périphérique du cylindre central chez les phanérogames. (Ann. sc. nat. bot. Sér. 6. XX. 1885. p. 272.)

vom Vegetationsscheitel besitzt die Rinde ihre typische Ausbildung; sie umfaßt gegen 15—20 Lagen länglicher parenchymatischer chlorophyllführender Zellen mit schwach verdickter Zellulosewandung. Sie enthält zahlreiche Raphidenzellen von zweierlei Gestalt, die einen sind fast dreimal länger als die anderen, ebenso die Raphiden. Im Zusammenhang mit der Zunahme des Sekundärzuwachses finden in vielen der bald tangential gedehnten Rindenzellen radiale Teilungen statt, tangentiale in geringerem Grad. In den älteren Stammteilen enthalten die Zellen einen rötlichgelben kugeligen Inhaltsstoff.

Eine Stammepidermis ist nicht vorhanden, weil die Blätter am Grund lückenlos zusammenschließen und daher Internodien nicht zur Ausbildung gelangen[1]).

Sekundäre Rinde tritt erst spät auf, ihre Zellen sind länger und stehen gemäß ihrer Abstammung in radialen Reihen, von Inhaltsstoffen sind die rötlichgelben kugeligen Massen zu nennen, welche auch in der primären Rinde älterer Stammteile vorhanden sind. Die Raphidenzellen sind alle unter sich und mit den anderen Rindenzellen gleich lang.

Die Zahl der Rindenschichten bleibt sowohl in den Übergangspartien, wo primäre und sekundäre Zellen vorhanden sind, wie in den Regionen der rein sekundären Zellen im Durchschnitt stets die gleiche wie in der rein primären Rinde.

An den Stellen, wo die Korkhäute einreißen, wird das Rindengewebe, primäres wie sekundäres, im äußeren Teil auseinandergerissen, in wenigen inneren Schichten bleibt der Zusammenhang gewahrt, die Zellen erleiden hier eine enorme Tangentialdehnung und teilen sich mehrmals radial.

5. Die Korkhaut.

Die eigenartig zähe Beschaffenheit der Stammüberkleidung, welche sich in dem sonderbaren Einreißen und in der Beeinflussung der Richtungslinien der sekundären Zellreihen bemerkbar macht, läßt eine besondere Ausbildung der Zellen vermuten, aus welchen sich das Gewebe zusammensetzt. Mit Ätzalkalien behandelte Querschnitte zeigen, daß dieses Gewebe, das sich leicht als Ganzes abziehen läßt, aus tafelförmigen Zellen besteht. Die Zellen sind in radialen Reihen angeordnet, es sind etwa fünfzig Lagen; wie man aus dem mitunter etwas abweichenden Radialverlauf der Zellen ersehen kann, wurden sie von einem Etagenmeristem gebildet, wobei die der inneren Hälfte der früheren Rindenzelle entsprechende jeweilige Initialzelle nach dem Verlust ihres meristematischen Karakters durch tangentiale Streckung der inneren Wandung annähernd die Form der anderen Korkzellen erhielt. Die jeweiligen Initialzellen sind lange tätig.

---

[1]) Da bei *Dracaena draco* das Gleiche der Fall ist, so muß die Bemerkung Christs: „Die Rinde des Baumes von Icod ist immer noch zart, ohne Borke, mit glatter Epidermis“ (5 : 471) entsprechend berichtigt werden.

In Wasser oder Glyzerin liegende Schnitte durch dieses Gewebe zu untersuchen, ist nicht zweckmäßig, da man in Folge der enormen Zusammenpressung, welche die Zellen erfahren haben, keinen klaren Einblick erhält. In Kali- oder Natronlauge quillt das Gewebe auf, man erkennt, daß die Zellwandung aus einer dünnen Mittellamelle, einer dicken sekundären und einer mächtigen tertiären Verdickungsschicht besteht; letztere hat das Zellumen bis auf einen schmalen Spalt erfüllt. Wie man aus dem Verhalten gegen die Alkalien schließen kann, ist die sekundäre Verdickungsschicht verkorkt, nach dem Auswaschen zeigt sie mit Phlorogluzin und Salzsäure die Färbung der verholzten Membranen. Verholzt ist auch die Mittellamelle, während die tertiäre Schicht, die das starke Quellen verursacht, aus Zellulose besteht.

Die primäre Korkhaut baut sich aus verhältnismäßig kleinen Zellen mit nicht sehr dicker sekundärer Verdickungsschicht der Zellwand auf; die Verholzung der beiden Membranen (Mittellamelle und Sekundärschicht) ist gering. Das ganze Gewebe ist daher hornartig biegsam und durchscheinend. Das durchschimmernde Chlorophyll der Rinde verursacht den grünlichen Ton des Gewebes an den jüngeren Stammteilen, den bräunlichen der rötlichgelbe Inhaltsstoff der Rinde an den älteren Teilen. Die Korkhaut geht aus den Trennungsschichten hervor, durch welche die Blätter abgegliedert werden, die äußeren Schichten des Gewebes werden zur Unkenntlichkeit zusammengepreßt, anscheinend erfahren auch sie eine entsprechende Verdickung der Zellwände.

Von der primären Korkhaut weicht die sekundäre in einigen Punkten ab. Ihre Zellen sind viel länger und mit dicker, deutlich gelb gefärbter, sekundärer Verdickungsschicht versehen, auch ist die Verholzung der Mittellamelle und der sekundären Schicht stärker. Die Korkhaut ist daher undurchsichtig und starr. In den Stammteilen, in welchen das Etagenmeristem der Korkhaut in der sekundären Rinde arbeitet, stehen alle Zellen vom Meristem des Sekundärzuwachses an nach außen in radialen Reihen. Das Korkmeristem rückt in gleichem Maß nach innen, wie sekundäre Rinde hinzukommt, der Durchmesser der Rinde bleibt also der gleiche. Phelloderm wird nicht erzeugt.

Das Meristem der sekundären Korkhaut — und das der späteren Korkgewebe, welche mit ihr übereinstimmen und deshalb alle unter der gleichen Bezeichnung als sekundäre Korkhaut zusammengefaßt werden — rückt seitlich unter der primären bezw. jeweils älteren Korkhaut vor. Das Meristem der jüngeren Korkhaut schließt in den Zeiten, in denen das Meristem des Sekundärzuwachses wenig tätig ist oder ruht, an das der jeweils älteren Korkhaut an, die Produkte der beiden Korkmeristeme verschmelzen oberflächlich; in den Zeiten energischen Dickenwachstums sind die beiden Meristeme auseinander gerissen; der jedesmaligen Trennung entspricht eine verdickte wallartige Erhöhung auf der Innenseite des älteren Korkgewebes; das jüngere Korkgewebe zeigt ähnliche Absätze auf der Außenseite, welche der mit der Entfernung von der Trennungslinie schichtenweise wachsenden Dicke des Gewebes entsprechen (Abb. 2).

Lentizellen sind nicht vorhanden, ein etwaiger Gasaustausch findet in den Zeiten lebhaften Wachstums möglicherweise in den Rißzonen zwischen den Korkhäuten statt.

Nachdem nun die Korkhäute von außen nach innen eine wachsende Zahl von Zellenzügen aufweisen, rollen sich die freiwerdenden Ränder naturgemäß nach oben, also nach außen, wobei die zerrissenen Rindenpartien an den abgehobenen Teilen hängen bleiben und ohne Verkorkung absterben. Die unter der alten Korkhaut fortschreitenden Meristeme der benachbarten jüngeren Korkgewebe verschmelzen zuletzt, das ältere Gewebe wird ganz abgestoßen und fällt entweder zu Boden, wenn es allseitig abgetrennt war, wie es durch die nach verschiedenen Richtungen verlaufenden Risse beim sekundären Korkgewebe der Fall ist, oder es rollt sich zusammen, steht in langen Streifen ab und wird von unten her durch äußere Einflüsse zerstört: so die primäre Korkhaut. Raphidenzellen sind in den Korkgeweben nicht zu entdecken; ich habe nicht feststellen können, was bei der Verkorkung und Verdickung mit ihrem Inhalt geschieht.

6. **Die Wurzel.**

Das Meristem des Sekundärzuwachses ist auch auf der Unterseite der Stammbasis vorhanden, energische Tätigkeit entfaltet es aber nur am jeweiligen Rand, dem auch die Wurzeln entspringen; sie gehen aus dem Meristem hervor, soweit sich das an der fauligen Masse noch hat erkennen lassen.

Die Struktur der Wurzel konnte ich nur an einem besser erhaltenen Rest von wenigen cm Länge feststellen. Korkhaut und Zentralzilinder stimmen im Allgemeinen mit denen anderer *Aloë*-Arten überein (vergl. 14: Abb. 13 und 29), das Korkmeristem hatte eine etwa 20schichtige Korkhaut aus einfachen Korkzellen erzeugt (wie es ja auch in den Wurzeln von *A. succotrina* der Fall ist (14: Abb. 29), im Gegensatz hierzu hat Hausen gefunden, daß „in verhältnismäßig alten Wurzeln von *A. succotrina* das Korkmeristem nur 3—4 Zellagen gebildet hatte“ [9: 13]). Das Perikambium besteht aus kleinen kubischen Zellen (Abb. 11, *p*); in dem von mir untersuchten Wurzelrest waren sie verholzt. Die Endodermiszellen sind länglich, schmal, verholzt, einfach getüpfelt. An die Endodermis schließt sich eine mächtige Außenscheide aus meist dickwandigen Zellen an (Abb. 11, *tr*), deren Wände verholzt und von zahlreichen einfachen Tüpfeln durchsetzt sind; dazwischen finden sich einzelne dünnwandige Zellen (Abb. 11, *d*). Der äußere Rindenteil enthielt viele verholzte Zellen. Der Zentralzilinder ist ähnlich gebaut wie der von *A. succotrina*, er ist stark verholzt; in einem Präparat (Querschnitt in Stammnähe) fand sich im Grundgewebe ein Bündel mit zentralem Phloëmteil.

Weder dieser besser erhaltene Wurzelrest, noch die zahlreichen schlecht erhaltenen Reste wiesen Sekundärzuwachs nach Art der Drazänenwurzeln auf. Nachdem die Pflanze ein beträchtliches Alter erreicht hatte — ich schätze sie auf mindestens 30

Jahre — ist die früher von mir geäußerte Vermutung (14: 333), das Vorkommen eines solchen Zuwachses sei nicht unwahrscheinlich, für *Aloë dichotoma* mit Bestimmtheit, für die Aloïneen überhaupt mit Wahrscheinlichkeit zu verneinen[1]). Die anders lautenden Angaben von Queva (26: 73) und Strasburger (40: 122) sind durch keine greifbaren Belege gestützt.

7. Das Blatt.

Leider habe ich zu spät daran gedacht, die Blattstruktur zu untersuchen, ich fand nur noch ein Blatt in gut erhaltenem Zustand und auch das nur im oberen Drittel (das Blatt war in Südwestafrika gewachsen). Was ich ermittelt habe, ist Folgendes:

Auf dem Querschnitt des von der genannten Stelle bis zur Spitze etwa halbstielrunden Blattes, dessen Oberseite flachrinnig vertieft ist, können mit unbewaffnetem Auge drei verschiedene Teile unterschieden werden: ein rundum laufender grüner Teil, der in der Mittellinie ungefähr drei Fünftel der Blattdicke einnimmt und bei scharfem Zusehen vielfach radial zerklüftet erscheint, ein farbloser zentraler Teil und zwischen beiden ein Kranz dunkler Punkte.

Untersucht man den grünen Teil unter dem Mikroskop, so fällt zunächst die ihn nach außen begrenzende Zellschicht, die Epidermis, durch die ungeheure Verdickung der Außenwände ihrer Zellen auf. Die Epidermiszellen sind palissadenartig gestreckt, mindestens nochmals so hoch wie breit, mit starker Kutikula versehen; die Außenwand weist eine mächtige Zelluloseverdickung auf, welche die Hälfte der Zellhöhe einnimmt, nach außen ist sie zapfenartig vorgewölbt. Unter der Epidermis liegt auf beiden Blattseiten ein mächtiges, chlorophyllführendes, 13—18-schichtiges Palissadenparenchym, dessen Zellen in streng radialen Reihen angeordnet sind und allem Anschein nach durch zentrifugale Teilungen entstehen — eine auffallende Übereinstimmung mit dem Palissadengewebe im Blatt von *Agave victoriae-reginae* und in den Warzen von *Leuchtenbergia principis* (vergl. 15). Nur an den Seiten, unter den abgerundeten Kanten, ist die radiale Zellanordnung etwas gestört. Die Palissadenzellen sind, wie gewöhnlich, höher als breit, in den äußeren Schichten sind sie auf dem Blattquerschnitt rechteckig und schließen, abgesehen von den Atemhöhlen, lückenlos zusammen; in den innersten Schichten verlieren sie das Chlorophyll und runden sich etwas ab, wobei kleine Interzellularen auftreten.

Der Zusammenhang der Epidermiszellen ist durch zahlreiche Spaltöffnungen unterbrochen, welche auf der Blattoberseite fast zahlreicher sind als auf der Unterseite. Die Schließzellen begrenzen

---

[1]) Die kurzlebigen Wurzeln vieler kleinen Formen von *Apicra, Gasteria, Haworthia,* sowie mehrjährige dicke Wurzeln von *Aloë arborescens, A. hanburyana, A. plicatilis, A. schimperi* und *A. succotrina* habe ich vergeblich auf das Vorkommen von Sekundärzuwachs geprüft. Die früher (14: 333) gemeldeten Teilungen von inneren Rindenzellen in einer Wurzel von *A. commelyni* haben sich als eine gelegentliche Begleiterscheinung der Seitenwurzelbildung herausgestellt (vergl. 14: 338).

einen gestreckt urnenförmigen Vorhof, in welchem sich mitunter etwas krümelige rötlichgelbe Masse befindet, gegen die enge, lang kegelförmige, tief ins Palissadengewebe hinabreichende Atemhöhle.

Das zentrale farblose Gewebe besteht aus großen schleimhaltigen, wasserspeichernden Zellen.

Zwischen diesem „Schwammparenchym" und dem Palissadengewebe liegen die kollateralen Gefäßbündel in zwei Reihen. Die Vasalteile sind dem Schwammparenchym zugewandt; an den Kribralteil der größeren (inneren) Bündel schließt die mehrfach beschriebene Gruppe von Aloïnzellen (siehe 9; dort auch Literatur), umgeben von den Grenzzellen. Mitunter besitzen auch einzelne Bündel der äußeren Reihe solche Zellen. Übrigens scheint die zweireihige Anordnung der Bündel nur durch das Vorhandensein der Aloïnzellgruppe bedingt zu sein. Mit der Stärke des Bündels steht die Stärke der Aloïnzellgruppe in direktem Zusammenhang. Mit Ausnahme der sehr mäßig dicken verholzten Zellwandungen der Elemente des Vasalteils fehlen starkwandige Zellen.

8. Die Beziehungen zwischen Struktur und Lebensweise der Aloë dichotoma.

Der Blattbau allein, besonders das mächtige zentrale Wassergewebe, genügt, um die Pflanze als ausgesprochene Sukkulente zu erweisen. Nun ist die Blattkrone der Äste von *Aloë dichotoma* wenig umfangreich (Abb. 1 und 13) und darin vielleicht eine der Ursachen zu erblicken, daß auch der Stamm als mächtiger Wasserspeicher gebaut ist. Die speichernden Gewebe sind hier außer dem Grundparenchym des primären Zentralzilinders die Zonen der dünnwandigen schleimführenden Zellen im sekundären Zuwachs, welche insgesamt die Bündel und die Zonen der verholzten Parenchymzellen an Masse weit überwiegen (Abb. 9). Die festen Zonen sind durch Zwischenräume getrennt, welche in der untersuchten Pflanze größer werden (von innen nach außen: $^3/_4$ mm, 1 mm, 3,5 mm, 4 mm, 5 mm); diese Zonen dürften mit der Leitung und Verteilung des Wassers im Stamm zu tun haben, sie machen eine große Bündelzahl überflüssig, wie sie sich z. B. im Stamm von *A. succotrina* findet. Im Vergleich damit besitzt *A. dichotoma* in der Tat eine auffällig geringe Zahl von Bündeln. Die Verdunstung des Wassers wird durch das einzigartige, feste Korkgewebe verhindert, das wohl zugleich, ebenso wie die Blattepidermis, einer allzugroßen Temperaturerhöhung vorbeugt. Die ganze Struktur deutet darauf hin, daß die Pflanze eine ausgeprägte heiße Trockenzeit zu überstehen hat (heiße, trockene Luft).

Den Wert dieser Einrichtungen, besonders der Korkhaut, welche in dem Korkpanzer von *Testudinaria* und der verharzten Korkhaut von *Sarcocaulon* ebenbürtige Genossen besitzt, setzt eine Bemerkung von Passarge (22: 37) in grelles Licht: „Ein Umstand, der jedem Reisenden, der Südafrika besucht, auffällt, ist die außerordentliche Trockenheit der Luft auf den Hochflächen. Auch im Küstengebiet stellt sich diese während der Trockenzeit

ein, aber nicht in so hohem Grade. Die Trockenheit äußert sich in sehr unangenehmer Weise an allen möglichen Gebrauchsgegenständen des täglichen Lebens. Aus Europa eingeführte Möbel und sonstige Holzsachen schrumpfen zusammen, bekommen große Risse, Spiegelscheiben werden im Laufe der Zeit im Rahmen so gelockert, daß sie bei einer kleinen Erschütterung herausfallen usw. Selbst das bestgetrocknete europäische Holz schrumpft noch unter Abgabe erheblicher Feuchtigkeitsmengen zusammen."

Was nun die Feuchtigkeitsverhältnisse des Bodens anlangt, unter denen *Aloë dichotoma* gedeiht, so sind die bezüglichen Meldungen sehr unklar und wenig übereinstimmend. Schenk (30) sagt: „Man könnte sie fast als Wüstenpflanze bezeichnen, denn sie findet sich nicht im Gebiete des Grundwassers in den Tälern der trockenen Flußbetten, sondern stets nur an Bergabhängen oder auf den steinigen Höhen der Sandsteintafellandschaften." Und: „Da die *Aloë dichotoma* ni ht an Stellen wächst, an denen das Vorhandensein von Grundwasser vorausgesetzt werden könnte, so läßt sich annehmen, daß die spärlichen Regengüsse während der Regenzeit ihr hinreichend Feuchtigkeit für ihre Existenz zuführen und daß sie in ihren fleischigen Blättern und dem porösen Stamm, der durch eine wasserundurchlässige Korkschicht geschützt ist, Mittel zur längeren Aufspeicherung des Wassers besitzt."

Schinz dagegen zählt die Art zu den Grundwasserpflanzen (32 : 475): „Pechuel-Loesche teilt die Gesamtvegetation Südwestafrikas sehr zweckmäßig in drei Gruppen ein: in die Nebelvegetation, die Regen- und die Grundwasservegetation. Seine erste Gruppe deckt sich ziemlich mit meiner Litoralzone, doch kommen in dieser bereits Gewächse vor, die entschieden vom Nebel ganz unabhängig sind, wie die Nara, die Welwitschia, die *Aloë dichotoma L.*, die Euphorbiabüsche usw., die sämtlich ihren Wasserbedarf aus der Tiefe beziehen."

Passarges *„Euphorbia dichotoma"*, als „Charakterbild aus dem Übergangsgebiet von Namib und Steppe" bezeichnet, wird im Text niemals erwähnt, wenn nicht (22) auf S. 96. Hier heißt es: „Die Vegetation des Damarahochlandes weist in der Namib (und) im Gebirge einen verschiedenen Charakter auf. Die Namib ist zum großen Teile vegetationslos — wenigstens sehr vegetationsarm und trägt die bekannte, bereits beschriebene Namibflora. Gegen das Gebirge zu wird die Vegetation dichter, die Milchbusch- und Euphorbienregion künden die beginnende Steppe an, die Anfangs aus Grasland mit vereinzelten Bäumen und lichtem Busch besteht, nach dem Innern zu entwickelt sich jedoch ein Buschwald, namentlich aus Dornbäumen." Diese Gegend empfängt aber Regen, wenn auch unregelmäßig, in manchen Jahren sehr viel, in manchen wenig (22: 96). Auch die Abbildung von Rohrbach: „Landschaft im westlichen Namalande" (28: 368) läßt um die Aloë eine gar nicht so arme Vegetation erkennen, ebenso die in der vorliegenden Arbeit in Figur 13 wiedergegebene „Partie aus dem Waterberggebiete", welche abweichend von den anderen Abbildungen nicht eine einzelne Aloë, sondern gleich einen Hain davon zeigt. Hier

stehen die Aloëbäume an einem gegen eine mutmaßliche Wasserrinne, wenn auch südafrikanischen Gepräges (vgl. Rohrbachs wasserlose (unterirdische) Flüsse), niedergehenden Abhang. Von Interesse ist weiter eine Bemerkung von Schwabe (37: 444 f): „In etwa 60 km Luftlinie von der Küste aus beginnen, wenn wir dem Laufe des Swakop folgen, die ersten einigermaßen zusammenhängenden Grasfelder jenseits Usab. Bäume und Büsche sind auch hier noch selten und stehen meist dicht am Fuße der felsigen Höhenzüge, man kann sagen: an sie angeschmiegt, oder in deren Schluchten. Seifen- und Milchbüsche, eine Euphorbienart sind dagegen häufig, ebenso riesige Aloën, besonders in den Regenschluchten des Swakopkaňons."

Ich möchte zunächst auf den augenfälligen Widerspruch zwischen den Angaben Schenks und Schwabes aufmerksam machen. Die von mir wiedergegebene Abbildung (Fig. 13) spricht für die Richtigkeit von Schwabes Bemerkung, an der zu zweifeln um so weniger Grund vorliegt, als sie eine tatsächliche Beobachtung ausspricht, während Schenk mit lauter Annahmen operiert. Woher weiß er z. B., daß da kein Grundwasser ist, wo *Aloë dichotoma* wächst?

Wenn wir von dem Waterberggebiet, das gerade durch einen für südafrikanische Verhältnisse erheblichen Wasser- und Quellenreichtum bekannt ist[1]), und von den Regenschluchten des Swakopkaňons, welche ihren Namen doch wohl auch nicht ohne jeden Grund haben werden, ganz absehen und nur die Hochflächen in Betracht ziehen, welche gleichfalls unsere Art beherbergen, so fällt bei der Betrachtung der von Passarge und Rohrbach mitgeteilten Abbildungen zunächst die immerhin nicht gerade dürftige Vegetation dieser Gebiete auf. Lassen wir diese Pflanzen einmal die nach Passarges Angaben nicht zu unterschätzenden Regenmengen ausnützen, so ist noch lange nicht einzusehen, daß auch die Riesenform der Aloë mit dem wenigen Regenwasser auskommen könnte, das ihr stets nur kurze Zeit und nur in den oberflächlichen Bodenschichten zur Verfügung steht, denn die schon erwähnte Trockenheit der Luft dürfte den Boden rasch wieder der Feuchtigkeit berauben. Außerdem kann die Pflanze aus den oberen Bodenschichten gar kein Wasser aufnehmen, da ihre Wurzeln in Stammnähe mit einer undurchlässigen Korkhaut bedeckt sind und, wie wir bald sehen werden, rasch in die Tiefe gehen; auch an den Blättern und am Stamm vermissen wir Einrichtungen, welche der Pflanze die Aufnahme des Regenwassers ermöglichen. Es bleibt somit nur der Schluß übrig, daß die Aloë zu den Grundwasserpflanzen gehört, wozu sie ja auch Schinz rechnet.

Nach Schenk gibt es allerdings an den Örtlichkeiten, welche *Aloë dichotoma* beherbergen, kein Grundwasser. Das ist von vornherein unwahrscheinlich. Betrachtet man nur die Abbildungen von Passarge und Rohrbach, überblickt die auf ihnen im Ausschnitt

---

[1]) „. . . recht regenreich (600—700 mm) ist . . . . der Waterberg . . ., zahlreiche Quellen entspringen am Fuß der steilen Sandsteinwände" (22 : 92).

vorhandene geneigte Ebene und die abschließenden Hügel im Hintergrund, so drängt sich unwillkürlich die Frage auf: Wenn nun einmal ein Regen einsetzt, wohin kommen dann die Niederschlagsmengen? Ein Teil verdampft, ein anderer fließt ab, ein dritter versinkt in die Tiefe und trägt zur Erhöhung des Niveaus des Grundwassers bei. Es ist doch nicht mehr wie natürlich, daß überall unter den Ebenen von den Hügeln her eine wenn auch geringe Grundwasserströmung herabzieht, näher der Oberfläche nach den Regenfällen, in Zeiten längerer Trockenheit tiefer sinkend. Von dem Grundwasserstrom aufwärts ist der Boden in einer gewissen Dicke von abnehmender Feuchtigkeit getränkt, und diese feuchten Schichten genügen völlig, um den Wasserbedarf einer Aloë dauernd zu decken. In der Nähe von Einfallstellen des Tageswassers werden natürlich diese feuchten Bodenschichten durch längere Zeit weiter heraufreichen als anderswo, und gerade an solchen Stellen scheint *A. dichotoma* vorzugsweise zu siedeln; Zeugnis dafür ist Abbildung 13 und Schwabes Angabe, auch Rohrbachs Abbildung zeigt im Vordergrund rechts vom Fuß des Baumes ein kleineres trockenes Rinnsal.

Nun zählt *A. dichotoma* zu den Sukkulenten, und man neigt bekanntlich zu der Ansicht, daß diese Pflanzen ein geringeres Feuchtigkeitsbedürfnis besitzen als andere. So meint Solms-Laubach[1]): „Jedermann weiß ja, daß Cacteen, Euphorbien, Stapelien der Dürre bedürfen, daß sie reichlichere Wasserzufuhr mit Fäulnis des Wurzelsystems beantworten.“ Das ist aber nicht zutreffend. Die Sukkulenten bedürfen nicht der Dürre, sie können nur Zeiten der Dürre besser überstehen als andere Pflanzen; sollen sie aber kräftig wachsen, so brauchen sie ebensoviel, wenn nicht mitunter mehr Wasser als Pflanzen, welche unter günstigeren, d. h. regelmäßigen Verhältnissen vorkommen und keine besondere Ausbildung der Vegetationsorgane aufweisen. Die Sukkulenten sind demnach wie geschaffen für Gebiete, in denen sich die Regenfälle nicht regelmäßig wiederholen. Ähnlich widerstandsfähig sind die Xerophyten, zu denen auch *Larrea mexicana* gehört, welche Solms-Laubach den genannten Sukkulenten als gegen übermäßige Feuchtigkeit unempfindliche Art gegenüberstellt. Übrigens wissen viele Sukkulentenliebhaber, daß gerade Stapelien in der Wuchsperiode ein an Sumpfpflanzen gemahnendes Feuchtigkeitsbedürfnis besitzen. In Bezug auf Widerstandsfähigkeit reiht sich der *Larrea mexicana* die chilenische *Jubaea spectabilis* an (ebenfalls ein Xerophyt), von der sich nach Reiche[2]) im Palmenwald von Cocalan „eine kleine Gruppe es sich gefallen lassen muß, 5—6 Monate im Jahre ca. 1 m hoch überflutet zu werden, ohne dadurch geschädigt zu werden.“

Viele, wenn nicht alle großen Sukkulenten und Xerophyten sind „Grundwasserpflanzen“, d. h. senken ihre Wurzeln in die

---

[1]) Solms-Laubach, H. Graf zu, Die leitenden Gesichtspunkte einer allgemeiner Pflanzengeographie in kurzer Darstellung. Leipzig 1905. p. 75.

[2]) Reiche, K., Grundzüge der Pflanzenverbreitung in Chile. Leipzig 1907. p. 211.

immer feuchten tieferen Bodenschichten; sie besitzen alle sehr lange, in die Tiefe gehende Wurzeln. Ist nun die *Aloë dichotoma* eine Grundwasserpflanze, so müssen auch ihre Wurzeln dieses Verhalten zeigen. Und daß sie das tun, dafür sprechen gewichtige Gründe.

Deren vornehmster bedingt eine weitere kleine Abschweifung. Die gewaltige Masse eines zehn und mehr Meter hohen Baumes von *Aloë dichotoma* erfordert natürlich eine feste Verankerung im Boden. Nun findet eine solche bei den Liliiflorenbäumen in mannigfacher Weise statt (14: 221ff.). *A. dichotoma* besitzt weder Achsenorgane, welche diese Aufgabe haben, wie Cordyline und Yucca (16: 287—290), noch die mit sekundärem Dickenwachstum und merkwürdiger, zweifacher Verzweigung begabten Wurzeln mancher *Dracaena*-Arten (16: 284); nicht einmal die Zahl ihrer Wurzeln ist erheblich. Wenn trotzdem die Verankerung wirksam sein soll, so müssen die Wurzeln eine ansehnliche Länge und biegungs- und zugfeste Bauart besitzen, sowie sich reich verzweigen.

Die Zugfestigkeit ist durch den völlig verholzten Zentralzilinder erreicht, der im Verein mit der mächtigen Außenscheide und den zahlreichen verholzten Zellen der Außenrinde auch die nötige Biegungsfestigkeit besitzt. Über die Wurzelverzweigung habe ich allerdings an der untersuchten Pflanze keinen Aufschluß gewinnen können. Man kann jedoch mit einiger Sicherheit annehmen, daß sich *A. dichotoma* ebenso verhält wie z. B. *A. arborescens, A. plicatilis, A. succotrina,* deren Wurzeln sich an kultivierten Pflanzen sehr reich verzweigen; dabei besitzen sie eine lange Lebensdauer, wie ich an einer *A. arborescens* festgestellt habe. Hier erwiesen sich die Wurzeln noch im siebenten Jahre völlig gesund, so daß sie wohl noch manches Jahr hätten leben können, wenn ich nicht die Pflanze einer Untersuchung geopfert hätte. In diesen siebenjährigen Wurzeln war das Perikambium und die Endodermis in den stammnahen Teilen nur erst stellenweise verholzt, mehrmals konnte festgestellt werden, daß hier, zwischen Stammbasis und den ältesten Seitenwurzeln, neue, auf ruhende Wurzelanlagen zurückzuführende Seitenwurzeln auftraten (keine Adventivbildungen).

Auch für den Nachweis bedeutender Wurzellänge bei *A. dichotoma* bin ich auf Analogieschlüsse angewiesen, denn es besaß, wie bereits gesagt wurde, das untersuchte Exemplar nur karge Wurzelreste. Aber die Wurzelverhältnisse von *A. arborescens* und besonders von *A. plicatilis* und *A. succotrina* bieten wiederum einen Anhalt. Schon kleine Pflanzen dieser Arten weisen lange kräftige Wurzeln auf, welche ein gewisses Verhältnis zur Stammlänge und zwischen Länge und Durchmesser der Wurzel nicht verkennen lassen und sich erst in einer gewissen Entfernung vom Stamm verzweigen. Bei kräftig wachsenden jungen Pflanzen pflegt die Länge der Wurzel mit dem Durchmesser zu steigen, die dickeren jüngeren Wurzeln werden länger als die dünneren älteren. Die Länge beträgt meist mehr als das Doppelte der Stammlänge. Selbstverständlich wird es auch darin eine Grenze geben, einmal

wird wohl die Maximal-Wurzellänge erreicht werden, welche wohl mit den Boden- und Feuchtigkeitsverhältnissen in direktem Zusammenhang stehen dürfte. Dabei ist noch zu berücksichtigen, daß die Wurzeln bei kultivierten Pflanzen infolge von allerlei Wachstumsstörungen nicht so lang werden wie bei Freilandpflanzen.

Nachdem der Aufbau von *A. dichotoma* im großen und ganzen mit dem von *A. plicatilis* z. B. übereinstimmt, wenn wir von der Ausbildung des Stammes als Wasserspeicher absehen, so können wir auch auf ähnliche Wurzelverhältnisse schließen. Nach der Dicke der Wurzelreste an der untersuchten Pflanze zu urteilen, dürften die Wurzeln eine Mindestlänge von 6 m erreicht haben — wahrscheinlich waren sie bedeutend länger. Nun wächst die Art nicht auf durchlässigen Kalkgebirgen — Schenk gibt ausdrücklich Sandstein an und auch am Waterberg findet sich solcher (22 : 46 und 64), vergl. Abbildung 13 —; sie dürfte demnach in der angegebenen Tiefe Feuchtigkeit genug vorfinden, ihren Bedarf zu decken.

Gegen die Annahme Schenks, daß sich die Art mit den spärlichen Regenmengen begnügt, spricht, wie bereits erwähnt, die Korkhaut der Wurzel, welche schon an jungen Wurzeln, nach dem Verhalten der früher genannten Arten zu schließen, vorhanden sein und bei dem verhältnismäßig langsamen Längenwachstum der Wurzel dieser die Ausnützung der Regenmengen verwehren dürfte, welche die ausgetrockneten oberen Bodenschichten wohl nur wenig anfeuchten, mindestens aber rasch wieder verlassen werden, andererseits für die Annahme des Falles, daß die Wurzeln das Grundwasser bezw. die tieferen feuchteren Schichten nicht erreichen, auch an alten Wurzeln wohl zu dünn ist, um das lebende Wurzelinnere vor den schädigenden Einflüssen der ausgetrockneten, womöglich erhitzten Umgebung zu schützen. Zuletzt, aber nicht am letzten, macht die steile, fast senkrechte Insertion der Wurzeln in der Stammbasis, wie sie bei der untersuchten Pflanze festgestellt wurde, die Annahme Schenks hinfällig; denn zur Ausnützung der Regenfälle müßten die Wurzeln mehr oder minder horizontal verlaufen, der Winkel, den sie mit der Senkrechten bilden, müßte zum mindesten größer als 45° sein; in Wirklichkeit war er meist kleiner.

Dagegen ist es sehr wahrscheinlich, daß die Regenfälle die Entwicklung und das Längenwachstum der neuen Wurzeln zwar nicht direkt anregen, aber doch befördern. Wie früher erwähnt worden ist, zeigten die Wurzelreste eine deutliche Ringelung der Korkhaut, welche mit deren Dicke und mit einem wechselnden Durchmesser der Rinde zusammenhängt. Die Entstehung dieser Ringelung erkläre ich mir folgendermaßen:

An der genannten *Aloë arborescens*, welche ich sieben Jahre in Kultur hatte, habe ich die Beobachtung gemacht, daß neuaustreibende Wurzeln beim Trockenwerden der Topferde das Längenwachstum einstellten und sich mit einer Korkhaut bedeckten, welche auch den Vegetationsscheitel einschloß. Wurde wieder

gegossen, so wuchs die Wurzel weiter[1]). Der Vorgang ließ sich beliebig wiederholen, er ist bei *A. arborescens* gut zu beobachten, da diese Pflanze ihre Wurzeln häufig anfangs fast horizontal an der Oberfläche der Erde treibt. Jedem neuen Fortschritt im Längenwachstum entsprach eine mehr oder weniger auffällige Dickenzunahme der Ringe und damit des Umfangs. Ich denke mir nun, daß auch bei *A. dichotoma* jeder Regenfall das Längenwachstum der Wurzel befördert, dazwischenliegende trockene Zeiträume die Bedeckung des Vegetationsscheitels zur Folge haben, solange sich die betreffende Wurzelspitze noch in den oberen, leicht austrocknenden Bodenschichten befindet.

Es wurde schon darauf hingewiesen, daß die festen Zonen im Stamm vermutlich der Wasserleitung dienen und eine größere Bündelzahl unnötig machen. Gleichzeitig dienen sie auch zur mechanischen Versteifung des Stammes an Stelle der bei anderen *Aloë*-Arten auftretenden vielen Bündel. Der Stamm von *A. dichotoma* ist deshalb viel fester als derjenige von *A. succotrina*, bei welchem die Bündel, wenigstens im Stamm kultivierter Exemplare, nicht durch verholzte Parenchymzellen zu einer mechanischen Einheit verschmolzen sind. Erhöht wird die Festigkeit bei *A. dichotoma* durch das harte Korkgewebe. Im trockenen Zustand ist der Stamm sehr leicht und dabei doch recht widerstandsfähig. Ob das Auftreten der wechselnden Zonen des Grundgewebes die Ursache oder die Folge des hohen Wuchses und der gewaltigen Masse der Bäume von *Aloë dichotoma* ist, soll hier dahingestellt bleiben. Von Interesse wäre es aber, in den Stämmen der anderen Baum-Aloën, sowie von *Yucca brevifolia* (vgl. 42: 194) ähnliche Strukturen feststellen zu können.

9. Jahresringbildung.

Eine Frage harrt noch der Lösung. Lassen sich die konzentrischen Zonen, welche der Stammquerschnitt aufweist, mit den Jahresringen der Gymnospermen und Dikotylen vergleichen, oder besser, sind sie als Jahresringe aufzufassen? Oder entstehen sie durch nachträgliche ungleiche Verholzung von im Querschnitt ringförmigen Teilen des Grundgewebes, unabhängig vom Meristem? Im zweiten Fall könnte natürlich von einem Vergleich mit Jahresringen keine Rede sein.

Nun, daß sie vom Meristem selbst erzeugt werden, ist unschwer nachzuweisen. Einmal nimmt ihre Zahl von unten nach oben ab, entsprechend dem allmählichen Aufwärtsrücken des ener-

---

[1]) Auch *Doryanthes (palmeri)* besitzt die Eigenschaft, die Vegetationsscheitel der Wurzeln nach Bedarf mit einer Korkhülle zu bedecken; häufig findet dabei eine so energische Korkbildung statt, daß polygonale Warzen entstehen. Dagegen scheint das periodische Durchwachsen der Wurzelspitze von *Howea forsteriana* durch die Haube aus anderem Grunde zu erfolgen.

gischen „sekundären" Dickenwachstums. Auf dem Querschnitt *a* in Abb. 3 zählte ich 23 feste Zonen, außer dem festen Hohlzilinder bezw. Kegel[1]) um den primären Teil. Im Querschnitt *b* waren (auf der Linie *d* gemessen) nur noch 16 feste Zonen vorhanden. Ferner zeigt Abbildung 7 unzweideutig das Hervorgehen der festen Zonen als solcher aus dem Meristem. Es handelt sich demnach um einen periodisch wiederkehrenden Strukturwechsel, indem das Meristem in seiner ganzen Erstreckung zu bestimmten Zeiten dünnwandige, zu anderen Zeiten dickwandige Zellen dem Holzkörper anfügt. Bündel werden beiden Geweben eingefügt (Abb. 10).

Ist nun Jahresringbildung in Liliiflorenstämmen überhaupt bekannt?

Angaben über periodische Strukturänderungen im sekundären Stammteil von Liliifloren sind mehrfach in der Literatur vorhanden. Schon im Jahr 1836 hat Meneghini (18: 106 f., Taf. IX, 1 C) den regelmäßigen Wechsel verschiedenartiger konzentrischer Schichten im Stamm von *Yucca gloriosa* beschrieben und abgebildet. Desgleichen fand Enderle (7: 8), daß die Gefäßbündel in der Knolle von *Testudinaria elephantipes* konzentrisch angeordnet sind („gleichsam Jahresringe") und mit Schichten bündelfreien Parenchyms abwechseln. Ebenfalls konzentrische Schichten, hervorgebracht durch zonenweise wechselnden spiralförmigen Verlauf der Gefäßbündel haben Schleiden (33: 369) bei *Dracaena fragrans* und Millardet (19: 349) bei *Dracaena* und *Yucca* beobachtet. Unger hat diese Schichten wie auch diejenigen im Rhizom von *Tamus polycarpus (Testudinaria elephantipes?)* direkt mit Jahresringen verglichen[2]). Auch Wossidlo wird durch die Bündelschichten im Stamm von *Dracaena draco* an Jahresringe erinnert (48: 18, 23). Browns Bemerkung über die Zonen im Stamm von *Aloë dichotoma* (3: 713) ist schon eingangs erwähnt worden. Über *Yucca brevifolia* Engelm. sagt Trelease (42: 194): „.... the loosely fibrous, watersoaked wood being marked in concentric rings, resembling those of Dicotyledons and Conifers." Eine Anordnung der Bündel in lockere konzentrische Kreise kann man an den von Queva (25: Taf. XVI, Fig. 4 und 5) mitgeteilten Querschnitten durch die Knolle von *Testudinaria elephantipes* erkennen. Für die Knolle von *Nolina recurvata* gibt Schoute (35: 47) „gefäßbündelreichere Zonen" an, was in neuester Zeit von Hausmann (10: 69) bestätigt worden ist; sie werden mit Jahresringen verglichen. Ich selbst habe konzentrische Schichtung außer bei *Aloë dichotoma* bei *Beschorneria tubiflora*, *Dracaena*-Arten, *Yucca filamentosa*, *Y. recurvata* und vor allem bei einer *Xanthorrhoea*[3]) feststellen können, wovon ich ein

---

[1]) Infolge der Wachstumsweise der Liliiflorenstämme ein umgekehrter Kegel.

[2]) Ich entnehme seine Angaben Falkenberg (8), da mir die betr. Arbeiten nicht zugänglich waren.

[3]) Die Arbeit von P. la Floresta, Struttura ed accrescimento secondario di *Xanthorrhoea* Tav. (Contribuzioni alla biologia vegetale edite da A. Borzi. Vol. III, Fasc. I. Palermo 1902) habe ich nicht einsehen könnnen, weswegen mir die ev. Ansicht des Autors über die Auffassung dieser Zonen als Jahresringe natürlich nicht bekannt ist.

Stammstück von 22 cm unterem Durchmesser (ohne Blattbasen) untersuchte (scharf abgesetzte Zonen, in denen die Bündel auf dem Querschnitt in annähernd konzentrischen Kreisen stehen; die Bündel beschreiben in der einen Zone eine rechts-, in der anderen eine linkslaufende Spirale).

Während nun de Bary das Vorkommen von jahresringartigen Bildungen wohl für wahrscheinlich, aber nicht für erwiesen hält[1]), haben sich v. Mohl und Falkenberg gegen einen Vergleich der Zonen im Sekundärteil der Liliiflorenstämme mit den Jahresringen der Dikotylenstämme ausgesprochen. v. Mohl (20: 195) führt folgenden Grund dagegen ins Feld: „Wenn Karsten diese äußeren Gefäßbündel mit den Jahresringen der Dikotylen vergleicht, so möchte das weniger zu billigen sein, insofern die letzteren, namentlich bei unseren Bäumen, vorzugsweise der weiteren Entwickelung des an den einzelnen primären Gefäßbündeln, zwischen Holz und Bast derselben gelegenen Cambiums ihren Ursprung verdanken, also wesentlich anderen Ursprungs sind, als die äußeren Gefäßbündel der Dracaenen. Eher ist wohl eine Vergleichung dieser Gefäßbündel mit denjenigen Holzschichten zulässig, welche bei manchen Dikotylen mit weitläufig gestellten Gefäßbündeln, z. B. den Balsaminen, sich aus demjenigen Teile der Cambiumschicht entwickeln, welche zwischen den primären Gefäßbündeln liegt, und noch passender ist wohl die Vergleichung mit den äußeren, bald in concentrischen Kreisen geordneten, bald zu mehr oder weniger unregelmäßig geordneten Massen zusammengeflossenen Holzbündeln der Nyctagineen, Chenopodeen usw.“

Nach Falkenberg (8: 154) ist „die Analogie der sekundären Schichten von *Dracaena* und *Yucca* mit den Jahresringen der Dicotylen, auf welche Unger aufmerksam macht, nicht vorhanden, indem die Thätigkeit des Meristemringes bei den baumartigen *Liliaceen* ohne Unterbrechung gleichmäßig fortschreitet. Die Sonderung der secundären Wachstumsprodukte in einzelne Schichten, die sich durch den bald einer rechts, bald einer links gewundenen Spirale folgenden Verlauf der stammeigenen Fibrovasalteile unterscheiden, erfolgt unabhängig von etwaigen Unterbrechungen der Vegetationsperiode. Zudem ist die Lage der monocotylen Meristemschicht eine ganz andere als die der dicotylen Cambiumschicht.“ Und „Selbst wenn in dem Rhizom von *T(amus) polycarpus* concentrische Zellenschichten einen abweichenden Bau besäßen, bliebe ihr Zusammenhang mit einem jährlichen Zuwachs des Stammes in die Dicke mindestens zweifelhaft.“

Wenn man sich klar macht, was die Jahresringbildung eigentlich ist, findet man, daß v. Mohls Grund überhaupt kein Grund ist. Unter Jahresringbildung versteht man den periodisch wiederkehrenden sattsam bekannten Strukturwechsel im Stamm der

---

[1]) (1: 639 f.): „Inwieweit die hierbei [beim Dickenwachstum der Drazänen] notwendig eintretenden periodischen Remissionen und Beschleunigungen zu Structurungleichheiten im Holze führen können, welche der Jahresringbildung dicotyledoner Hölzer entsprechen, ist ungewiß.“

Gymnospermen- und Dikotylenbäume. Zustand kommt dieser Strukturwechsel durch eine Beeinflussung des Kambiums von Seiten äußerer Faktoren, in letzter Linie von Klimaschwankungen. Es ist nun klar, daß zwei verschiedenartige Bildungsgewebe in der gleichen Gegend von denselben äußeren Faktoren beeinflußt werden, ebenso klar ist aber auch, daß sich diese Beeinflussung je nach der Art des Bildungsgewebes verschieden äußern muß. Wenn daher im Sekundärteil von Liliiflorenstämmen periodische Strukturänderungen vorkommen, welche unter denselben äußeren Bedingungen zustand gekommen sind wie die Strukturänderungen im Stamm eines Dikotylenbaumes, so werden zwar beiderseits die Veränderungen infolge der verschiedenen Arbeitsweise der Bildungsgewebe nicht gleichartig sein, man ist aber nicht nur berechtigt, sondern sogar gezwungen, sie als gleichwertig zu betrachten. Man wird deshalb diese Veränderungen mit dem gleichen Namen bezeichnen müssen. Will man den Ausdruck Jahresringbildung durchaus für die Dikotylen und Gymnospermen reservieren, so ändert das kein Jota an der Tatsache der Gleichheit der Veränderungen, sowohl bei diesen Pflanzen, wie bei den Liliifloren, nur die Zahl der Bezeichnungen wird vermehrt.

Nun handelt es sich um den Nachweis, daß die Strukturänderungen im Sekundärteil der Liliifloren unter denselben Bedingungen zustand kommen wie die Strukturänderungen im Stamm der Bäume aus den andern zwei genannten Pflanzenklassen. Dem steht die Angabe Falkenbergs im Wege, daß das Meristem der Liliiflorenstämme ohne Unterbrechung gleichmäßig fortarbeite. Falkenberg gibt leider nicht an, aus welchen Gründen er zu dieser Annahme gekommen ist[1]). Denn eine Annahme ist es nur, und noch dazu eine falsche. Soviel wir wissen, gibt es tatsächlich Bäume, deren Verdickungsschicht ohne nachweisbare Unterbrechung arbeitet, z. B. *Araucaria*-Arten. In ihren Stämmen sind keine „Jahresringe" vorhanden[2]). Diese Bäume wachsen unter sehr günstigen (gleichmäßigen) klimatischen Verhältnissen. Wir sind deshalb berechtigt, solche auch für die Liliiflorenbäume mit Zuwachsvermögen zu fordern, wenn Falkenbergs Behauptung richtig ist.

In Wirklichkeit finden sich diese Liliiflorenbäume in Gegenden mit ausgesprochenem Jahreszeitenwechsel, viele sind ganz extremen

---

[1]) Ob etwa dadurch, daß die einzelnen Jahrestriebe der Liliiflorenbäume nicht durch Niederblätter getrennt sind, sodaß eine scheinbar ununterbrochene Folge gleichgestalteter Laubblätter resultiert?

[2]) Nach Dammer dürften die *Araucarien* demnach nicht in die Dicke wachsen, da er sich folgendermaßen äußert: „Die Palmen bilden wie alle einsamenlappigen Gewächse keine Jahresringe infolge ihres eigenartigen inneren Baues. Nun sind aber nur solche Pflanzen, welche Jahresringe bilden, imstande, sich dauernd zu verdicken. (U. Dammer, Palmen. Berliner Tageblatt, No. 98, (23. II. 1908), 2. Beibl. p. 2). Diese Notiz verdanke ich Herrn Dr. Heinsen-Hamburg.

Eine interessante Auffassung der Jahresringe von Seiten eines Nicht-Botanikers sei hier angereiht: Conrad Ferdinand Meyer erwähnt in der Novelle „Die Richterin" (Leipzig, 1903) eine Palme, welche „etwa sechzehn Jahresringe zählen mochte". Wie aus einer weiteren Stelle der Novelle hervorgeht, sind mit den „Jahresringen" die — Blattnarben der Palme gemeint.

periodischen Klimaschwankungen mit deren Begleiterscheinungen ausgesetzt. Nehmen wir z. B. die Gattung *Xanthorrhoea*. Sie ist im südlichen Australien heimisch, wo ihre Arten nach Diels (6) in klimatisch nicht sonderlich begünstigten Gegenden wachsen. Nach einer kürzlich erfolgten Veröffentlichung (27: 122) bewohnen *X. australis* und *X. minor* Gegenden mit ganz extremen klimatischen Verhältnissen. Ich führe die Stelle im Wortlaut an: „The soil is, in general, a black loam, more or less sandy, of varying depth, resting upon a yellow clayey subsoil some feet in thickness covering a bed of fairly pure clay. Most of this country has a heavy rainfall. The «grass tree» is a swamp in winter but becomes dried up in summer . . . . . ." Mehrere der beigegebenen Abbildungen (l. c. p. 128, 129) zeigen den durch Entwässerungsgräben zu beseitigenden winterlichen Wasserreichtum. Nachdem nun die Kasuarinen (Kasuarinen werden in der genannten Schrift als Begleitpflanzen der *Xanthorrhoeen* aufgeführt) und Eukalypten des südlichen Australiens ausgeprägte Jahresringe besitzen, also eine nachweisbare Unterbrechung der Kambiumtätigkeit erleiden, soll das Meristem der *Xanthorrhoea*-Arten trotz der Sommerdürre weiterwachsen? Das ist zum mindesten äußerst unwahrscheinlich.

Eine ähnliche Trockenperiode haben die Agave-, Beschorneria-, Furcraea-, Dasylirion-, Nolina-, Samuela- und Yucca-Arten in ihrer amerikanischen Heimat durchzumachen, einzelne davon (Agave, Yucca) haben sich auch dem nordischen Winter angepaßt. Die afrikanischen Aloë-Arten (*A. dichotoma* 24 : 395), *Dracaena cinnabari* (47) und *D. draco* (5: 471) wachsen unter ähnlichen Verhältnissen, mehr noch *Aristea (Witsenia) corymbosa* und *Testudinaria elephantipes*. Die baumartigen Kakteen Amerikas, welche die Standorte von Liliifloren teilen, besitzen so schöne Jahresringe im Holzkörper, wie man sie sich nur wünschen kann. Und nur die Liliiflorenbäume sollen zum ununterbrochenen Weiterwachsen in oft geradezu trostlosen Verhältnissen befähigt, um nicht zu sagen verurteilt sein?

Schon allein die Tatsache, daß alle mit dauerndem Zuwachsvermögen begabten Liliiflorenbäume als Sukkulenten oder Xerophyten gebaut sind, läßt in Anbetracht der Verhältnisse, unter welchen derartige Gewächse leben, eine zeitweilige Unterbrechung des Dickenwachstums mit Sicherheit annehmen. Die nachstehende Tabelle gibt über die Zugehörigkeit der betreffenden Arten zu der einen oder anderen biologischen Familie Aufschluß; der primäre Zentralzilinder ist dabei nicht berücksichtigt worden, sodaß unter „Stamm" der Sekundärteil des Holzkörpers zu verstehen ist. Die eingeklammerten Bezeichnungen bedeuten Neigung des betreffenden Teiles zu xerophytischer Struktur (3. Reihe).

Pflanze:	Sukkulenz:	Xerophytischer Bau:
Agave	Blatt, z. T. auch Stamm.	(Stamm bei *A. attenuata*) Wurzel
Aloë arborescens	Blatt	(Stamm)
— *ciliaris*	Blatt, schwach	Stamm

Pflanze:	Sukkulenz:	Xerophytischer Bau:
Aloë dichotoma	Blatt, Stamm	—
— *commelyni*	Blatt	(Stamm)
— *ferox*	Blatt	(Stamm)
— *hanburyana*	Blatt	(Stamm)
— *plicatilis*	Blatt	(Stamm)
— *succotrina*	Blatt	(Stamm)
Aristea corymbosa	—	Blatt, (Stamm), Wurzel
Beschorneria	Blattgrund, Stamm	(Blattspreite), Wurzel
Cordyline australis	Stolonen	Blatt, (Stamm), Wurzel
Dasylirion	(? Stammbasis)	Blatt, (Stamm), Wurzel
Dracaena cinnabari	Stamm[1]), Blattgrund	(Blattspreite)
— *draco*	Stamm[1]), Blattgrund	(Blattspreite)
Furcraea	Blatt	Wurzel
Lomatophyllum	Blatt	—
Nolina	Stammbasis (Knolle)	Blatt, (Stamm), Wurzel
Samuela	Stamm, Stolonen	Blatt, Wurzel
Testudinaria	Stammknolle	Wurzel
Xanthorrhoea	—	Blatt, (Stamm), Wurzel
Yucca	Stamm, Stolonen; Blatt bei *Y. baccata*	Blatt, Wurzel

Man sieht, Falkenbergs Annahme hat gewichtige Gründe gegen sich. Weiter spricht dagegen das Verhalten der genannten Pflanzen in unseren Gewächshäusern, wo sie als harte Arten kühl überwintert werden. Das äußere Anzeichen von neuem Zuwachs, die frischen, heller gefärbten Risse in der Korkbekleidung der Stämme, tritt wie bei den uns vertrauteren Dikotylenbäumen niemals im Winter bezw. in der Ruhezeit des betr. Liliiflorenbaumes ein. Dagegen macht es das Wiedererwachen der Meristemtätigkeit sofort bemerkbar, wie man besonders deutlich an der knollenartig entwickelten Stammbasis der *Nolina*-Arten sehen kann. Noch überzeugender, weil auffälliger, wirken die Risse im schuppigen Korkpanzer von *Testudinaria*. Wäre das Meristem ununterbrochen in Tätigkeit, dann müßte auch die Rißbildung ohne Unterbrechung stattfinden. Da nun eine solche Unterbrechung vorhanden ist, muß notwendigerweise auch ein Stillstand im Meristem existieren.

Und daß die geschilderten Strukturänderungen mit den periodischen Unterbrechungen und den damit abwechselnden Wachstumsperioden der Meristemtätigkeit in direktem Zusammenhang stehen, habe ich einmal bei *Aloë succotrina*, dann bei *Yucca filamentosa* nachweisen können. Im Stamm von *Aloë succotrina* wird nach meinen Beobachtungen an kultivierten Pflanzen jährlich nur ein (einschichtiger) scharf ausgeprägter Kreis von Gefäßbündeln gebildet. Und was *Yucca filamentosa* anlangt, so habe ich gefunden, daß in den älteren Sproßteilen von Pflanzen, welche den deutschen Winter im Freien überstanden haben — die Art ist völlig winterhart —, die von Meneghini für *Y. gloriosa* beschriebenen und abgebildeten Zonen vorhanden sind. Jeder Jahrestrieb besteht aus einer im Ganzen deutlich begrenzten Zone, welche zwei in einander

[1]) Vergl. 5: 471 „das Holz ein sehr lockeres, feuchtes Gewebe schief durcheinander laufender Fasern", und 15: 164.

übergehende Teile erkennen läßt, einen inneren bündelärmeren und einen äußeren, bis zu dessen Grenze die Bündelzahl mehr und mehr wächst. Damit schließt der Jahreszuwachs ab. Beim Wiedererwachen der Vegetation wird dann zunächst wieder ein bündelärmeres Parenchymgewebe gebildet.

In anderer Art, doch aus gleicher Ursache, kommt die konzentrische Schichtung im sekundären Stammteil von *Aloë dichotoma* zustand. Wie wir gesehen haben, wechseln auch hier weichere mit härteren Geweben ab. Letztere entstehen aber nicht durch eine Anhäufung von Gefäßbündeln, sondern von diesen unabhängig durch Ausbildung dickwandiger, verholzter Parenchymzellen. Gelingt es, den Nachweis zu liefern, daß auch dieser Strukturwechsel mit Ruhe- bezw. Triebzeit der Pflanze zusammenhängt, so liegen damit Jahresringe vor, die nicht so sehr monokotyler Natur sind, wie bei *Aloë* und *Yucca*, sondern eine direkte Konvergenzerscheinung zu den Jahresringen der Dikotylen bilden.

Fürs erste kann aus den Abbildungen 8—10 festgestellt werden, daß jede Zone dünnwandiger Parenchymzellen ziemlich allmählich in die nach außen folgende feste Zone übergeht, daß aber die Bildung neuer dünnwandiger Zellen außerhalb der dickwandigen unvermittelt erfolgt. Man kann daraus schließen, daß je eine dünn- mit der darauf folgenden dickwandigen Zone einen engeren Verband bildet. Nachdem nun die im Herbst untersuchten (wegen eingetretener Fäulnis entfernten) Stammstücke als jüngstes Erzeugnis des Meristems eine Zone dickwandiger Zellen aufgezeigt hatten, die neuere Untersuchung im zeitigen Frühjahr dasselbe Ergebnis lieferte und zugleich keine neuen Rißstellen in der Korkhaut zwischen den Zeitpunkten der beiden Untersuchungen aufgetreten waren, nachdem ferner die Zahl der auf der sekundären Korkhaut sichtbaren Absätze mit der Zahl der unter der betreffenden Stelle auf dem Querschnitt gezählten Doppelzonen übereinstimmt, sind die Doppelzonen als Jahreszuwachs aufzufassen. Die Zonen der dünnwandigen Zellen entsprechen dem weitlumigen Frühholz, die der verholzten, meist kleineren Zellen dem Spätholz der gymnospermen und dikotylen Holzgewächse.

Nutzen.

Wenn man von der Verwendung des Stammes zu Köchern von Seiten der Buschmänner (3) absieht — es wird wohl der Stamm der jungen Pflanze vor dem Auftreten der Doppelzonen verwandt werden —, gewährt *Aloë dichotoma* zur Zeit keinen Nutzen. Über die Verwertbarkeit des Aloïns ist mir nichts bekannt geworden. Hoffentlich findet Watermeyer mit seiner Meinung, daß „die Faser (!) und das Mark (!) dieser Aloë einen industriellen Wert haben dürften“ (46: 59), kein Gehör, denn „Fasern“ in technischer Hinsicht besitzt die Pflanze nicht, und das holzige Stammgewebe wäre höchstens zur Papiererzeugung geeignet. Nach den Erfahrungen, welche die Nordamerikaner mit der gleichen auf die Verwertung der *Yucca*-Stämme gegründeten

Industrie gemacht haben. dürfte es sich empfehlen, gar nicht erst damit anzufangen.

Staatlichen Schutz dem Naturdenkmal!

Wohl angebracht wäre es dagegen, einige besonders hervorragende Gruppen oder Haine von *Aloë dichotoma,* bezw. einen solche umfassenden Bezirk unter staatlichen Schutz zu stellen, um diese hochinteressanten Reste einer untergegangenen Flora (22: 72) als wirkliche Naturdenkmäler vor dem drohenden Untergang (46: 59) zu bewahren.

Einige allgemeine Betrachtungen.

Die Feststellung, daß sich das Meristem im Stamm von *Aloë dichotoma* ohne Unterbrechung vom Scheitel bis zur Basis erstreckt, ist schon an verschiedenen Liliiflorenbäumen gemacht worden, so von de Bary (1: 636) bei *Aloë plicatilis, Calodracon (= Cordyline) jacquini, Nolina recurvata, Yucca recurvata* [1]), von Poulsen bei *Aloë arborescens,* von Hausen (9) bei den *Aloïneen* überhaupt mit Ausnahme von *Aloë ciliaris.* Für *Nolina recurvata* hat kürzlich Hausmann de Barys Angabe bestätigt (10: 66). Ob etwa La Floresta ein Gleiches für *Xanthorrhoea* festgestellt hat, ist mir unbekannt geblieben. Dagegen verhalten sich nach meinen Befunden die Arten von *Agave, Beschorneria, Dasylirion, Furcraea, Nolina* und *Yucca* ganz allgemein so, daß sich das Meristem ohne Unterbrechung durch den ganzen Stamm fortsetzt [2]). Aber auch bei denjenigen Arten von *Aloë, Dracaena* und *Yucca,* bei denen nach de Bary (1), Röseler (29) und Hausen (9) das Meristem unterbrochen sein soll, ist das in Wirklichkeit nicht der Fall. Für *Aloë arborescens* stehen zwei Ansichten einander direkt gegenüber. Poulsen gibt für die Art ein (auch nach Hausens allgemeinen Feststellungen vorhandenes) ununterbrochenes Meristem an, Röseler führt sie unter den von ihm untersuchten Arten auf, welche alle ein sekundäres Meristem in mehr oder minder großer Entfernung von der Blattkrone bezw. vom Stammscheitel neu ausbilden sollen. Wenn man den Stamm von *Aloë arborescens* auf Längs- und Querschnitten untersucht, so findet man allerdings, daß erst in einer ziemlich beträchtlichen Entfernung vom Vegetationskegel die Zuwachszone auftritt, welche als bezeichnend für die mit Sekundärzuwachs begabten Liliifloren anzusehen man sich gewöhnt hat. Tatsächlich ist das Meristem aber auch hier vorhanden. Schon Hausen hat darauf hingewiesen, daß die ringförmige Aus-

---

[1]) Bei *Yucca* scheint es auch Millardet beobachtet zu haben (19). Röseler bezweifelt seine Angaben, doch ist er den versprochenen Beweis für seine gegenteilige Ansicht (29: 302) meines Wissens schuldig geblieben.

[2]) Der Ausspruch Wiesners: „Nach Beendigung des Längenwachstums entsteht als Folgemeristem ein Verdickungsring" (J. Wiesner, Anatomie und Physiologie der Pflanzen. 4. Aufl. Wien 1898, p. 175), ist danach unbegründet.

bildung von teilungsfähigen und sich lebhaft teilenden Zellen den Begriff des Meristems nicht völlig deckt, daß vielmehr auch eine ebenfalls ringförmige Zone ohne lebhafte Teilungen in den gleichen Begriff einzubeziehen ist, und auch ich habe bereits die meristematische Natur der inneren Rindenschichten festgestellt, welche im Stamm von *Dracaena*-Arten die Verbindung zwischen „primärem" und „sekundärem" Meristem bilden (14: 346). Man kann leicht feststellen, daß durch die Neubildung von Gefäßbündeln aus solchen dünnwandigen, parenchymatischen, der Außenseite des bereits verholzten Zentralzilinders anlagernden Zellen und der Verholzung der Zellen zwischen den neugebildeten Bündeln eine meristematische Vermehrung des Zentralzilinders auch in den Stammteilen eintritt, welche der Radialreihen eines lebhaft arbeitenden Meristems entbehren. Die Zellen, welche diesen erst zweimal gesehenen Zuwachs verursachen, dürften unter Nägelis Begriff des „Altmeristems" (21: 3) fallen. Abgebildet fand ich derartig entstehende Bündel bei Millardet (19: Taf. III, Fig. 12). Daß es sich dabei nicht etwa um Blattspurstränge handelt, welche von außen kommend in den Zentralzilinder eintreten, kann man, abgesehen von dem auf Querschnitten erkennbaren schrägen Verlauf der Blattspurstränge, der hier eben fehlt, einwandfrei an Längsschnitten feststellen. Die ohne Teilungen einfach verholzenden meristematischen Zellen zeigen das Verhalten, das ich für die Zellen der Außenscheide in Liliiflorenwurzeln angegeben habe (14: 345): sie werden verbraucht vor der Produktion neuer Zellen.

Auch bei *Aloë ciliaris,* welche nach Hausen einen den Zentralzilinder umgebenden Sklerenchymmantel besitzen soll, und bei den strauchigen Drazänen vom Habitus der *Dracaena godseffiana,* der Velenovský eine (offenbar ähnliche) Sklerenchymschicht zuschreibt (43), ist diese Art Zuwachs vorhanden. Bei *Aloë ciliaris* tritt dann von unten nach oben, in weiter Entfernung vom Scheitel, der reguläre Sekundärzuwachs auf, nach Hausen stellenweise auch an jüngeren Teilen. Am interessantesten verhalten sich *Dracaena godseffiana* und ähnliche Arten. Hier findet sich der letztgenannte Zuwachs vor allem in der Basis der Haupttriebe, welche aus basalen Achselknospen der jeweils älteren Haupttriebe hervorgehen. In der Region der Schuppenblätter ist die bei *Aloë arborescens* festgestellte langsam tätige Zuwachsart vorhanden, an den Insertionsstellen der Laubblätter, vor allem da, wo eine nicht basale Verzweigung der Haupttriebe eingetreten ist, bemerkt man wieder lebhafte Teilungen und dadurch verursachte radiale Zellanordnung. Nachdem sich die Pflanze periodisch in regelmäßigen Abständen verzweigt, müßte man ohne die Feststellung des „altmeristematischen" Zuwachses ein mehrfach wiederholtes Auftreten von lokal begrenztem Sekundärmeristem annehmen.

Betreffs *Aloë arborescens* ist es übrigens wahrscheinlich, daß hier mitunter die radiale Zellanordnung eines „echten" Meristems bis in den Vegetationsscheitel vorhanden sein kann. Wenn man der Pflanze alle Seitentriebe läßt, kommt es (bei kultivierten

Exemplaren) nicht zur Ausbildung eines dominierenden Haupttriebes. Vor einer Reihe von Jahren habe ich aber bei dem Besitzer einer großen Sukkulentensammlung, Herrn V. Schultheiß-Nürnberg, zwei Exemplare der Art von völlig abweichendem Wuchs gesehen. Der Besitzer hatte die Seitentriebe stets frühzeitig entfernt und dadurch kräftige, schwach konische Stämme erzielt, welche von einer ansehnlichen Rosette nahe zusammenstehender langer Blätter gekrönt waren. Die Stämme zeigten auch dicht unter der Blattkrone eine beträchtliche Dicke und dürften demnach einen Vegetationsscheitel von großem Durchmesser besessen haben. Daß es sich tatsächlich um *Aloë arborescens* handelte, habe ich durch langjährige Kultur eines kleinen Basaltriebes von einer der beiden Pflanzen festgestellt.

Zieht man nun einen Vergleich zwischen den Liliifloren, welche Nägelis „Jungmeristem" ohne Trennung in Primär- und Sekundärmeristem besitzen, und den Formen, bei welchen beide letztgenannten Meristeme durch ein „Altmeristem" getrennt sind, so zeigen das erste Verhalten alle Liliiflorenbäume mit breiten Vegetationsscheiteln und sehr kurzen oder fehlenden Internodien, Altmeristem besitzen die Formen mit langgestreckten Internodien und vergleichsweise kleinen Vegetationsscheiteln, womit häufig auch ein begrenztes Längenwachstum der betreffenden Achsen und eine frühzeitig eintretende Verholzung des primären Zentralzilinders wenigstens in seinen peripheren Teilen verbunden ist (*Dracaena elliptica, D. godseffiana*). Dagegen findet sich kein Sklerenchymmantel (vergl. dazu Hausen, Velenovský). Was man als solchen angesehen hat, sind eben die stark verholzten peripheren Partien des Zentralzilinders, bestehend aus Bündeln und stark verdickten, aber in der Form unveränderten Grundgewebezellen.

Sekundäres Dickenwachstum ist jedoch nicht auf die baumförmigen Liliifloren beschränkt. Daß es Hausen auch bei den kleinen Aloïneen gefunden hat, geht aus seinen für die ganze Gruppe gemachten Angaben hervor. Weiter stellt er es für *Kniphofia aloïdes* fest (9: 47). Bessey[1]) hat ein solches im Rhizom von *Asparagus officinalis*[2]) gefunden. Nach meinen Feststellungen findet sich (theoretisch) unbegrenztes sekundäres Dickenwachstum in den „Zwiebelkuchen" von Amaryllidaceen und Liliaceen, so z. B. bei *Crinum, Chlidanthus, Cyrtanthus, Eucharis, Haemanthus, Hippeastrum, Hymenocallis, Vallota, Zephyranthes,* bei *Eucomis, Hyacinthus orientalis.* Es dürfte in den „Zwiebeln" aller Amaryllidaceen und Liliaceen vorhanden sein, welche einem kurzen, internodienlosen ursprünglichen Stamm (den Schalenzwiebeln der Gärtner) entsprechen und sich nicht von verkürzten Achsen ableiten, wie etwa die (Schuppen-)Zwiebeln von *Lilium auratum.* Nur für diese zweite Form trifft die Definition eines verkürzten, gestauchten Stammes zu, welche die Lehrbücher dem Begriff „Zwiebelkuchen" geben.

---

[1]) Bot. Gazette. Vol. VI; mir leider unzugänglich.

[2]) Die Arbeit von E. Scholz, Entwicklungsgeschichte und Anatomie von *Asparagus officinalis* L., Wien 1901, war mir nicht zugänglich.

Dagegen entspricht der Achsenteil der Zwiebeln der ersten Gruppe (z. B. von *Crinum*) völlig dem beblätterten Stammteil etwa von *Agave attenuata*. Die allmähliche Ableitung, oder wenn man will Überleitung, zwischen oberirdischem Stamm und Zwiebelform läßt sich ja gerade bei den Agave-Arten schön erkennen (*Agave attenuata* — *A. mexicana* — *A. maculata*).

Weiter besitzen die unterirdischen Achsenorgane von *Bravoa, Polyanthes, Prochnyanthes, Himantophyllum, Chlorophytum* theoretisch unbegrenztes Zuwachsvermögen, das wie in den Zwiebeln dem Zentralteil in der Hauptsache parenchymatische Elemente zufügt, hier aber die Rinde weniger verstärkt als in den Zwiebeln von *Chlidanthus* usw.

Der Zuwachs dieser Formen bringt einen oft ziemlich umfangreichen kegelförmigen Stamm hervor, der mitunter (bei Crinum-Arten, *Hippeastrum procerum*) eine verhältnismäßig ansehnliche Länge erreichen kann und dem oberirdischen Stamm von *Aloë* usw. homolog ist. Daß die Blattkrone nicht weiter über den Boden gehoben wird, verursacht das durch Zugwurzeln bewirkte stets wiederholte Tieferstellen des Stammes und dessen von Schoute (35: 46) für *Agave mexicana* erwähntes Abmodern am basalen Ende; beides ist als Anpassungserscheinung an ungünstigere klimatische Verhältnisse zu betrachten.

Astelia banksi, Curculigo recurvata, Doryanthes palmeri, Kniphofia aloïdes u. a. besitzen zwar auch ein Zuwachsmeristem in den unteren Stammteilen, doch bildet sich hier im Alter, bei *Astelia banksi* auf der Unterseite des Rhizoms früher als auf der Oberseite, aus einer der teilungsfähigen Schichten eine Endodermis, welche den Teilungen allmählich ein Ziel setzt, entsprechend der Anschauung Schachts über die Entstehung der Endodermis.

Während die dünnwandigen Schichten der Etagenmeristeme dieser Pflanzen dem Jungmeristem Nägelis entsprechen, teilen sich im Rhizom von *Agapanthus umbellatus, Iris alata, Leucojum* u. a. in (quer geschnitten) ringförmigen Zonen Zellen, welche sich mit Nägelis Altmeristem decken. Die Teilungen finden verhältnismäßig selten statt. Ähnliche Verhältnisse dürften nach af Klerker (12) im Rhizom von *Aphyllanthes monspeliensis* und nach Falkenberg (8: 48) im Zwiebelkuchen von *Allium cepa* vorhanden sein.

Meristemzuwachs ist aber nicht nur auf die Amaryllidaceen, Dioscoreaceen, Iridaceen und Liliaceen beschränkt. Hill hat in alten Rhizomen von *Triglochin maritima* meristematische Tätigkeit beobachtet (11), für das Rhizom von Taccaceen macht Limpricht einen Verdickungsring namhaft (13) und ich konnte kürzlich in den knolligen Erdstämmen von *Carludovica palmata* ausgiebigen Sekundärzuwachs feststellen.

Während nun Scott und Brebner (38: 45) die Ansicht vertreten, das sekundäre Zuwachsvermögen sei da, wo es bei Dioscoreaceen, Iridaceen, Liliaceen und auch in ev. anderen Fällen vorhanden sei, eine jedesmalige Neuerwerbung in der betreffenden Familie, da sie für diese Familien eine verschiedene phylogenetische Abstammung vermuten, bin ich zu der Annahme gekommen, daß

das Vermögen, vermittelst eines Meristems sekundär in die Dicke zu wachsen, eine Eigenschaft ist, welche der Stamm der ursprünglichen Monokotylen allgemein besessen hat. Einmal ist es wahrscheinlicher, daß sich eine früher gemeinsame Fähigkeit in verschiedenen Familien erhalten hat, als daß das Zuwachsvermögen in mehreren von einander unabhängigen Fällen neu aufgetreten ist und daß der Sekundärzuwachs dann stets die gleichen Produkte liefert. Dabei ist natürlich von den kleinen anatomischen Einzelheiten abgesehen, welche in den verschiedenen Fällen von einander abweichen können, wie Zellenzahl und Form der Bündel und dergl. Derartige Schwankungen kommen nicht in Betracht, da sie häufig in ein und derselben Pflanze auftreten. Haben etwa auch *Aloë dichotoma* und *A. succotrina* unabhängig von einander das Zuwachsvermögen erworben, weil die Stammstruktur verschieden ist?

Meine Annahme stützt sich einmal darauf, daß alle Monokotylen ein durch ein Primärmeristem vermitteltes Dickenwachstum des Vegetationsscheitels gemeinsam haben. Dieses Primärmeristem unterscheidet sich durch kein durchgreifendes Merkmal von dem Sekundärmeristem, falls ein solches bei der betreffenden Pflanze vorhanden ist. Was das Verhalten des Primärmeristems in den älteren Achsenteilen betrifft, so ist die Fortdauer der zellproduzierenden Tätigkeit auf jeden Fall die einfachere, primitivere Möglichkeit, das Erlöschen und die Umwandlung des Meristems bezw. einer seiner Schichten in ein Perikambium bezw. Perizykel oder in einen komplizierten Mantel von quer verlaufenden Bündelringen unbedingt das Sekundäre, also das Höherentwickelte. Die naturgemäße Folge einer fortdauernden Meristemtätigkeit in den älteren Achsenteilen ist die Bildung eines oberirdischen Stammes. Die Paläontologie hat nun gezeigt, daß in früheren Epochen Stammbildung und Sekundärzuwachs auch solchen Pflanzenklassen zukam, welche deren, abgesehen von verschwindenden Ausnahmen, heutzutage entbehren. Potonié (23: 11f.) sagt darüber: „Eine bemerkenswerte Erscheinung ist das Überwiegen holziger Gewächse auch aus der Gruppe der Pteridophyten in den palaeolithischen Horizonten, während aus der genannten Abteilung die heutigen Arten meist krautig sind, nur ganz ausnahmsweise Andeutungen von Dickenwachstum zeigen und dabei im allgemeinen bei weitem kleinere Dimensionen aufweisen. »Die Verholzung des Stammes, der Zweige und Äste — sagt z. B. G. Haberlandt (Eine botanische Tropenreise. Leipzig 1893. S. 60) —, das sogenannte sekundäre Dickenwachstum, durch welches die Festigkeit des Traggerüstes allmählich erhöht, die Stoffleitungsbahnen vergrößert werden, ist eine sozusagen ganz selbstverständliche Erscheinung, sobald infolge der Gunst des Klimas das Wachstum der Pflanzen gleichmäßig fortdauern kann und keine periodischen Unterbrechungen und Schädigungen erleidet. Wenn man sich überhaupt das Bild einer „typischen" höher entwickelten Landpflanze entwerfen will, an welcher die Anpassung an äußere Verhältnisse möglichst wenig herumgemodelt hat, so wird dasselbe jedenfalls weit mehr

*

einem tropischen, immergrünen Holzgewächse, als einem europäischen Kraute gleichen, dessen Lebenserscheinungen mehr oder weniger deutlich den Stempel der Anpassung an die lange Winterruhe erkennen lassen.« Es war daher ein Fehler von Ad. Brongniart und ist einer seiner Schule in Frankreich, namentlich repräsentiert durch B. Renault, wenn sie aus der Tatsache des Fehlens von sekundärem Dickenwachstum bei den heutigen Pteridophyten schlossen, daß die ein solches besitzenden palaeolithischen Pflanzen keine Pteridophyten sein könnten. Die heutigen Pflanzen sind aus den früheren, nicht diese aus den heutigen zu erklären, wenn man auch freilich Rückschlüsse von den heutigen auf die früheren, wenn die letzteren ungenügende Daten bieten, nicht vermeiden kann."

Nachdem nun in den frühesten dikotylenführenden Schichten auch schon Monokotyle gefunden worden sind, und zwar Angehörige einer ganzen Anzahl von noch jetzt lebenden Familien (23: 324 f.), nachdem aber die monokotyle Art des sekundären Dickenwachstums total verschieden ist von der dikotylen, welche ihrerseits in den Grundzügen mit der Verdickungsweise der Gymnospermen und Pteridophyten übereinstimmt, ist an einen näheren engeren Zusammenhang der Monokotylen mit den Dikotylen nicht zu denken, ganz ausgeschlossen ist die schon mehrfach versuchte Ableitung der Monokotylen von den Dikotylen auf dem Weg über die Helobiae und Polycarpicae. Darauf näher einzugehen, würde zu weit führen; deshalb muß ich auch die Berücksichtigung der einschlägigen Literatur auf ein ander Mal aufsparen.

Im Hinblick auf das, was die Paläontologie betreffs der Stammbildung annimmt, und auf die in Betracht kommende mutmaßliche Blattform (23: 12; mit Literaturnachweisen) würden die Urmonokotylen etwa die Erscheinung einer *Dracaena*, z. B. *D. draco* geboten haben.[1]) Ich will damit durchaus nicht behaupten, daß die Monokotylen von den Drazänen abzuleiten seien. Wohl aber sind die baumförmigen Arten der Gattung *Dracaena* diejenigen Monokotylen, welche den primitiven Monokotylentypus am treusten bewahrt haben dürften. Dafür spricht auch die Tatsache, daß die Wurzeln der meisten,

---

[1]) Auch nach Velenovský (44: 627) ist „die Erscheinung der Dracaenenbäume in der Pflanzenwelt vereinzelt dastehend und gewiß archaistisch", und der drachenbaumartige Habitus der Bäume von *Yucca brevifolia* veranlaßt Trelease (42: 217) zu der Ansicht, daß sie „in aspect resembles restorations of the Carboniferous *Lepidodendron* more nearly than any other form of recent or fossil tree". Passarge (22: 72) hält die Kap- und Namibflora, und damit die drachenbaumähnlichen *Aloë*-Arten, für die Reste von uralten Floren. Er vergleicht sie mit der Flora von Sokotra, welche ja die mit *Dracaena draco* rivalisierende und vielleicht identische *D. cinnabari* besitzt, und äußert sich dazu folgendermaßen (l. c. p. 73): „Auch dort existieren die „Dickhäuter des Pflanzenreichs"; und besonders wichtig ist der Umstand, daß man hier das vermutliche Alter dieser Flora etwas näher bestimmen kann. Denn seit dem Ende der Kreidezeit ist diese Insel vom afrikanischen Kontinent losgetrennt worden. Eozäne marine Ablagerungen umgeben nämlich dieses Felseneiland; also dürfte die Flora bereits aus der Kreidezeit stammen und vielleicht haben wir hier Reste aus der Zeit der mesozoischen Wüstenperiode erhalten, die, wie wir sehen werden, in Afrika wahrscheinlich bestand."

wenn nicht aller *Dracaena*-Arten sekundäres Dickenwachstum besitzen. Die verschiedenartige vegetative Ausbildung der *Dracaena*-Arten zeigt uns auch den Weg, den die Vorfahren der jetzt lebenden Monokotylen von abweichendem Habitus und Bau vermutlich eingeschlagen haben. Das Vorhandensein der Endodermis in den Drazänenwurzeln ist kein Gegengrund, denn die echt monokotyle Verzweigung der Wurzeln durch zuwachsbürtige Adventivwurzeln steht bezüglich der Längserstreckung des Zuwachses in keinem Verhältnis zur Wurzellänge, die Ausbildung der Endodermis ist daher ebenfalls als eine der Monokotylenwurzel inhärende, weil notwendige Eigenschaft zu betrachten. Nachdem diese Endodermis auch bei allen denjenigen Monokotylen aus einer Meristemschicht hervorgeht, welche im Stamm ein dauerndes Meristem, in der Wurzel aber höchstens eine Außenscheide besitzen, die aus den wiederum mit Stammmeristemschichten zusammenhängenden inneren Wurzelrindenschichten gebildet wird, sind auch diese Formen von solchen abzuleiten, welche ursprünglich Dickenwachstum in der Wurzel besessen haben.

Wir haben früher gesehen, daß auch im Stamm das Meristem mitunter erlischt und eine seiner Zellschichten in eine Endodermis umgebildet wird (*Kniphofia*, *Curculigo*, *Doryanthes*). Alle derartigen Formen bilden keinen oberirdischen Stamm mehr. Der Gedanke liegt nahe, die Entwicklung einer Endodermis mit der Anpassung an ungünstige klimatische Verhältnisse in Zusammenhang zu bringen. Tatsächlich besitzen auch weitaus die meisten Rhizome deutliche Endodermen, besonders die wirklichen, horizontal kriechenden Rhizome. In einem solchen ist ja ein Sekundärzuwachs nicht nötig, da die Pflanze den primär vergrößerten jüngeren Stammteil jederzeit durch neue Adventivwurzeln verankern und ernähren kann. Dieser Einfluß der Lage läßt sich sehr gut an *Sansevieroa guineensis* beobachten, deren kriechende Rhizomteile kein Meristem ausbilden, während in den senkrecht orientierten blatt-tragenden Teilen ein solches vorhanden ist.

Daß nun auch zahlreiche Monokotylen„bäume" kein Meristem besitzen, erklärt sich daraus, daß deren Stämme nicht identisch mit dem Stamm z. B. von *Dracaena draco* sind, sondern sich von wieder aufgerichteten Rhizomen ableiten, z. B. *Pandanus*, *Prionium* und *Vellozia* (14 und 16). Das Fehlen des Meristemzuwachses in den Stämmen von *Pandanus*, das vor kurzem Schoute (36), veranlaßt durch die gegenteilige Annahme Strasburgers (39), und Carano (4) festgestellt haben, bedingt die relativ kurze Lebensdauer dieser „Bäume", welche auch Schoute aufgefallen ist. Man müßte sonst doch auch ähnliche Riesenexemplare finden, wie sie von *Aloë*, *Dracaena*, *Yucca* bekannt sind.

Das Fehlen des Zuwachses in den oberirdischen Achsen anderer Monokotylen, wie z. B. *Smilax* und *Testudinaria* (wo er in der Knolle vorhanden ist), Orchideen (z. B. *Orchis*), beruht darauf, daß diese Achsen etwas ganz anderes sind als die Stämme von *Dracaena*. Man kann die ersteren als vegetativ gewordene Blütenstände bezeichnen. Einmal ist das deutlich erkennbar bei

Bowiea volubilis, dann aber besonders klar bei *Polyanthes tuberosa*. Bei dieser Pflanze gliedert sich die vegetative Achse in zwei Teile, einen unterirdischen, knollenförmigen, der ausgiebigen Meristemzuwachs zeigt und dem Drazänenstamm homolog ist, und in einen reichbeblätterten, oberirdischen, assimilierenden und blütentragenden, der als homolog zu setzen ist dem Blütenstand von *Dracaena, Beschorneria, Agave* usw. Hierher gehören meiner Ansicht nach auch die oberirdischen Stämme bezw. Achsen vieler Palmen. Das Gemeinsame dieser sekundär vegetativ gewordenen Achsenteile besteht darin, daß ihr Vegetationskegel nun nicht mehr an Dicke zu-, sondern allmählich abnimmt, die Achsen infolgedessen ein begrenztes, wenn auch oft immer noch gewaltiges Längenwachstum besitzen. Die ursprüngliche vegetative Achse[1]) dieser Formen tritt oft ganz zurück, z. B. bei den Ophrydeen, und ist äußerlich nur an den zahlreichen, ihr entspringenden Wurzeln kenntlich.

Die Monokotylenformen, welche das primitive Merkmal des Sekundärzuwachses bewahrt haben, besitzen ein weiteres gemeinsames Merkmal in der Innenrinde der Wurzeln, welche hier keine besondere Anordnung erkennen läßt. Abgeleitete Formen, z. B. die Gramineen und Cyperaceen, zeigen dagegen die auf dem Durchschnitt hervortretende, radiale Zellanordnung dieser Rindenpartie, welche bei Palmen und Pandanus durch eine dritte aus ihr hervorgehende Anordnung der Zellen in Schrägzeilen vertreten ist. Die radiale Innenrinde ist die abgeleitete, die ursprüngliche dagegen die regellose Stellung. Selten finden sich beide zugleich, so sind in den stammnahen Teilen der Wurzeln von *Carludovica palmata* die Zellen der Innenrinde radial gestellt, im anderen Wurzelteil sind die Radialreihen nicht vorhanden; letztere gehen durch zentripetale Teilungen aus der innersten Rindenschicht (Endodermis) hervor.

Daß nun aber die Keimachsen aller Monokotylen, seien sie nun als dauernd in die Dicke wachsende Stämme, als horizontal kriechende oder als aufrecht wachsende Rhizome oder als Bewurzelungsbasis für sekundärvegetative Achsen entwickelt, von Achsen abzuleiten sind, welche einst sekundäres Dickenwachstum besessen haben, das zeigen die meristematischen Teilungen, welche in ihnen bei der Anlage und Ausbildung von Adventivwurzeln auftreten und, je nach dem Durchmesser der Achse und der entstehenden Wurzel, den Bau und die Produkte des Primärmeristems im Scheitel und des Sekundärmeristems der eigentlichen Stämme im Grundplan wiederholen, und welche sich auch in den Adventivwurzeln bei der Bildung der perikambialen Seitenwurzeln erkennen lassen. Wenn wir nicht, nach Scotts und Brebners Annahme, glauben wollen, daß diese Meristeme bei allen damit versehenen Monokotylen selbständig aufgetreten sind, bleibt nur die eine Möglichkeit übrig, in ihnen die letzten Reste des einst allgemein verbreiteten Sekundärzuwachses zu sehen.

[1]) Die jedoch auch schon eine Umbildung nach Art der Rhizome erfahren haben kann, wodurch sie sich vom ursprünglichen drazänoïden Monokotylenstammbau oft weit entfernt hat.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

A. für *Aloë dichotoma* L.

1. Das annähernd zentrisch gebaute Blatt besitzt ein mächtiges Palissadenparenchym.
2. Primär- und Sekundärmeristem sind nicht geschieden.
3. Der Sekundärzuwachs setzt sich aus Doppelzonen zusammen, die eine Zone besteht aus dünnwandigen, weiterlumigen, die zweite Zone aus dickerwandigen, verholzten, engerlumigen Parenchymzellen. Beide Zonen werden von Bündeln durchlaufen.
4. Die Doppelzonen entsprechen den sogenannten Jahresringen der Gymnospermen- und Dikotylenbäume.
5. Die Korkzellen besitzen im Gegensatz zu denen anderer Monokotylenbäume eine mächtige tertiäre Verdickungsschicht.
6. Die infolge ihrer Bauart äußerst festen Korkhäute werden durch die Dickenzunahme des Stammes hauptsächlich in Längsrissen gesprengt.
7. Die Längsrisse stehen im Zusammenhang mit einer bei anderen Monokotylen nicht vorhandenen Richtungsänderung der radialen Zellreihen des Sekundärzuwachses.
8. Die Wurzeln besitzen nicht das Vermögen, sekundär in die Dicke zu wachsen.

B. im Allgemeinen.

9. Die Wurzeln der Aloïneen verdicken sich nicht durch ein Sekundärmeristem.
10. Jahresringbildung (verschiedener Art) findet sich in vielen mit sekundärem Dickenwachstum versehenen Liliiflorenstämmen.
11. Das „Primär“-Meristem setzt sich in allen Liliiflorenstämmen mit Zuwachsvermögen ohne Unterbrechung in das „Sekundär“-Meristem fort.
12. Eine scheinbare Unterbrechung findet aber durch das Auftreten einer Zone statt, in welcher nur wenige Teilungen erfolgen.
13. Die Monokotylen als ganze Gruppe leiten sich wahrscheinlich von baumartigen Formen ab, deren Stämme sekundäres Zuwachsvermögen besaßen.
14. Die Stämme der jetzt lebenden monokotylen Baumformen sind nicht gleichwertig, die Stämme der Liliifloren mit sekundärem Dickenwachstum besitzen in eben diesem Dickenwachstum ein altertümliches Merkmal.
15. Die Ausbildung eines oberirdischen Stammes ist in verschiedenen Monokotylenfamilien von Neuem, unabhängig von einander erfolgt, so z. B. bei den Pandanaceen, Velloziaceen, verschiedenen Palmen, Bambusen. Die oberirdischen Stämme dieser Familien sind daher auf eine phylogenetisch jüngere Wachstumsweise zurückzuführen als z. B. der Stamm von *Aloë dichotoma*.

Literaturverzeichnis.

(Im Text bezeichnet die erste der in Klammern gesetzten Zahlen die unter der gleichen Zahl des Literaturverzeichnisses aufgeführte Arbeit, die zweite ist die betreffende Seitenzahl.)

1. Bary, A. de, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane. Leipzig 1877.
2. Berger, A., Liliaceae — Asphodeloideae — Aloineae. (Das Pflanzenreich. Heft 33. (IV. 38. III. 11.) 1908.)
3. Brown, J. C., Exotic sketches. The Kokerboom or Quiver Plant (Aloë dichotoma). (The Gardeners' Chronicle. 1873.)
4. Carano, E., Ricerche sulla morfologia delle Pandanacee. (Annali di Botanica. V. 1907. Heft 1 (erschienen am 15. 9. 1906).)
5. Christ, D. H., Vegetation und Flora der Canarischen Inseln. (Englers Bot. Jahrb. VI. 1885.)
6. Diels, L., Die Pflanzenwelt von West-Australien südlich des Wendekreises. Leipzig 1906.
7. Enderle, C. J., Untersuchungen über den Mittelstock von Tamus Elephantipes L. [Diss. Tübingen 1836.]
8. Falkenberg, P., Vergleichende Untersuchungen über den Bau der Vegetationsorgane der Monocotyledonen. Stuttgart 1876.
9. Hausen, E., Über Morphologie und Anatomie der Aloïneen. (Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg. Jahrg. 42. (1900) 1901.)
10. Hausmann, E., Anatomische Untersuchungen an Nolina recurvata Hemsley. (Beih. z. Bot. Centralbl. XXIII. Abt. II. 1908.)
11. Hill, T. G., The structure and development of Triglochin maritima. (Ann. of Bot. Vol. XIV. 1900.)
12. Klerker, J. E. F. af, Recherches sur la structure anatomique de l'Aphyllanthes monspeliensis L. (Meddel. från Stockholms Högskola. No. 5. Bih. till K. Svenska Vet.-Akad. Handl. Bd. 8. No. 6. 1883.)
13. Limpricht, W., Beitrag zur Kenntnis der Taccaceen. [Diss.] Breslau 1902.
14. Lindinger, L., Zur Anatomie und Biologie der Monokotylenwurzel. (Beih. z. Bot. Centralbl. XIX. Abt. II. (1905) 1906.)
15. —, Korkhäute an morphologischen und physiologischen Blättern. (Beih. z. Bot. Centralbl. XXII. Abt. I. 1907.)
16. —, Die Bewurzelungsverhältnisse großer Monokotylenformen und ihre Bedeutung für den Gärtner. (Gartenflora. Jahrg. 57. 1908.)
17. Mangin, L., Origine et insertion des racines adventives et modifications corrélatives de la tige chez les Monocotylédones. (Ann. sc. nat. bot. 6 sér. XIV. 1882.)
18. Meneghini, G., Ricerche sulla struttura del caule nelle piante monocotyledoni. Padova 1836.
19. Millardet, A., Sur l'anatomie et le développement du corps ligneux dans les genres Yucca et Dracaena. (Mém. Soc. Imp. Sc. nat. Cherbourg. XI. 1865.)
20. Mohl, H. von, Über die Cambiumschicht des Stammes der Phanerogamen und ihr Verhältnis zum Dickenwachsthum derselben. (Bot. Zeitung. XVI. 1858.)
21. Nägeli, C., Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik. Heft 1. 1858.
22. Passarge, S., Südafrika. Leipzig 1908.

23. Potonié, H., Lehrbuch der Pflanzenpalaeontologie. Berlin 1899.
24. Prollius, F., Die geographische Verbreitung der Aloïneen. (Arch. Pharm. 3. Reihe. XXII. (63. Jahrg.) 1884.)
25. Queva, Ch., Recherches sur l'anatomie de l'appareil végétatif des Taccacées et des Dioscoreés. Lille 1894.
26. —, Contributions à l'anatomie des Monocotyledonées. (Beih. z. Bot. Centralbl. XXII. Abt. II. 1907.)
27. Report of the Department of Agriculture of Victoria for the years 1905—7. Melbourne 1907.
28. Rohrbach, P., Deutsche Kolonialwirtschaft. Band I: Südwestafrika. Berlin-Schöneberg 1907.
29. Röseler, P., Das Dickenwachsthum und die Entwickelungsgeschichte der secundären Gefäßbündel bei den baumartigen Lilien. (Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. XX. 1889.)
30. Schenk, A., Vegetationsbilder aus Südwest-Afrika. (Karsten und Schenk, Vegetationsbilder. (1. Reihe.) Heft 5. 1903.)
31. Schimper, A. F. W., Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena 1898.
32. Schinz, H., Deutsch-Südwest-Afrika. Oldenburg und Leipzig 1891.
33. Schleiden, M. J., Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik. 4. Aufl. 1861.
34. Schoute, J. C., Zellteilungsvorgänge im Cambium. (Verh. K. Akad. Wetensch. Amsterd. 2. sect. IX. 1902. No. 4.)
35. —, Die Stammesbildung der Monokotylen. (Flora. Bd. 92. 1903.)
36. —, Über die Verdickungsweise des Stammes von Pandanus. (Ann. Jard. Bot. Buitenzorg. sér. 2. VI. 1907.)
37. Schwabe, K., Mit Schwert und Pflug in Deutsch-Südwestafrika. Berlin 1904.
38. Scott, D. H., and Brebner, G., On the secondary tissues in certain Monocotyledons. (Ann. of. Bot. Vol. VII. 1893.)
39. Strasburger, E., Über die Verdickungsweise der Stämme von Palmen und Schraubenbäumen. (Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. XLIII. 1906.)
40. —, Lehrbuch der Botanik. 9. Aufl. 1908.
41. Thiselton Dyer, W. T., The tree Aloes of South Africa. (The Gardeners' Chronicle. I. new. ser. 1874.)
42. Trelease, W., Further studies of Yucca and their pollination. (Missouri Bot. Garden. Fourth Ann. Rep. 1893.)
43. Velenovský, J., Die Verzweigungsart der Gattung Dracaena Vand. (Sitz.-Ber. K. böhm. Ges. Wiss. Prag. 1903.)
44. —, Vergleichende Morphologie der Pflanzen. II. 1907.
45. Warburg, O., Pandanaceae. (Das Pflanzenreich. IV. 9. 1900.)
46. Watermeyer, Einige Notizen über wirtschaftlich und gewerblich wichtige natürliche Hilfsquellen Deutsch-Südwestafrikas. (Der Tropenpflanzer. Jahrg. V. 1901.)
47. Wettstein, R. von, Sokótra. (Karsten und Schenk, Vegetationsbilder. 3. Reihe. Heft 5. 1905.)
48. Wossidlo, P., Über Wachsthum und Structur der Drachenbäume. (Jahresber. d. Realschule am Zwinger zu Breslau. 1868.)
49. Wright, H., Observations on Dracaena reflexa. (Ann. of the Royal Bot. Gard. Peradeniya. I. Pt. II. 1901.)

Erläuterung der Abbildungen.

Tafel VII.

Fig. 1. *Aloë dichotoma* L. Habitusbild der untersuchten Pflanze, im Kakteenhaus des Botanischen Gartens zu Hamburg aufgenommen. Im Text tragen die zwei Äste der ersten Gabelung die Bezeichnung I (rechts), II (links). Die vier Äste der folgenden Gabelungen sind von rechts nach links gezählt und mit 1 bis 4 bezeichnet. Zwischen 1 und 2 die Narbe eines Blütenstandes. In der Blattkrone von 1 ein abgestorbener Blütenstand. An einigen Blättern von 1, 2 und 4 (besonders auf zweien ganz links, bei x) sitzen Schildläuse, *Furcaspis capensis* (Berl. Entom. Zeitschr. LII. (1907) 1908. p. 99). Die Äste wie der obere Teil des Stammes zeigen die durch die Blattnarben geringelte, sonst glatte, schwach glänzende primäre Korkdecke, ein unten sehr breiter, nach oben schmäler werdender Riß ist von der matten, derben sekundären Korkdecke ausgefüllt, sie zeigt mehrere Längs- und Querrisse.

Fig. 2. Unterer Teil des Stammes. Links läuft ein Streifen der primären Korkdecke k herab, der größere Teil des Stammes ist von der sekundären Korkdecke k_1 bekleidet, welche die karakteristischen Risse und Zuwachsstreifen, sowie die quergedehnten lentizellenähnlichen, die ehemaligen Durchbruchstellen der Blattspuren bezeichnenden Korkstellen aufweist. Die unregelmäßige, kantige Form des Stammfußes wie die Entstehung der jüngeren Korkdecken unter den älteren ist deutlich zu erkennen.

Tafel VIII.

Fig. 3. Querschnitte durch den Stamm, a älterer, b jüngerer Teil. p primärer Zentralzilinder, r und r_1 feste Zone, z und z_1 Zuwachs einschließlich Rinde und Korkhaut. v Vertiefung (Rinne) im Stamm, verursacht durch ungleichmäßiges Dickenwachstum. In a und b ist die primäre Korkdecke zwischen b_1 und c, d_1 und e, f und a_1 erhalten, die unter den sekundären Korkteilen a_1—b_1, c—d_1, e—f liegenden Zuwachspartien zeigen abweichend gerichtete Zellreihen. In a sind zwischen c und g und zw. h und i tertiäre Korkdecken zu bemerken. Die mit d bezeichneten Pfeile geben die Linie an, längs der die im Text erwähnten Maße entnommen sind. Der Durchmesser des primären Zentralzilinders ist im jüngeren Querschnitt b erheblich größer als im älteren Querschnitt a.

Fig. 4. Ein Teil von Fig. 3b vergrößert ($1^1/_2$ nat. Gr.). p primärer Zentralzilinder, r feste Zone, z Zuwachs, ri Rinde, k primärer und k_1 sekundärer Kork. a—b—c schließen einen abweichend orientierten Zuwachsteil ein (c ist am Treffpunkt der verlängerten Pfeile gelegen zu denken).

Fig 5. *Puya chilensis*, a älterer, b jüngerer Stammquerschnitt (das Material stammt aus dem Botanischen Garten zu Erlangen). In der Rinde zahlreiche Wurzeln.

Tafel IX.

Fig. 6—11: *Aloë dichotoma.*

Fig. 6. Längsschnitt durch die feste Zone; bei p Zellenzüge des primären Zentralzilinders, welche gemäß dessen auf apikale Querschnittsvergrößerung gerichteten Tendenz nach außen und oben (gegen die feste Zone hin) laufen; bei dz beginnt eine Zone dünnwandiger Zellen.

Fig. 7. Dasselbe, mit anastomosierenden Blattspurbündeln in *p* und an der inneren Grenze der festen Zone.

Fig. 8. Längsschnitt durch Rinde und Meristem. *k* Kork, *km* Korkmeristem, *ri* Rinde mit zahlreichen Raphidenzellen verschiedener Größe, einer Blattspur, in den äußeren dunkleren Lagen Chlorophyll, *m* Meristem, *j* Zone aus dickwandigen, *dz* solche aus dünnwandigen Zellen. Im Gegensatz zu *p* in Fig. 6 ist in *j* und *dz* eine Tendenz zur Querschnittsvergrößerung nach abwärts vorhanden.

Fig. 9. Längsschnitt durch drei Zonen dünnwandiger Zellen und zwei aus dickwandigen Zellen; bei *ms* ein „Markstrahl", die Fortsetzung eines Blattspurbündels; *dz* und *j* wie bei Fig. 8. Der Pfeil zeigt die Zuwachsrichtung (gegen das Meristem hin) an.

Fig. 10. Querschnitt durch den Zuwachs in der Pfeilrichtung von Fig. 4. *dz* und *j* wie bei Fig. 8.

Fig. 11. Längsschnitt durch die Wurzel; *z* Zentralzilinder, *p* Perikambium, *tr* tracheïdale und *d* dünnwandige Zellen der Innenrinde.

Tafel X.

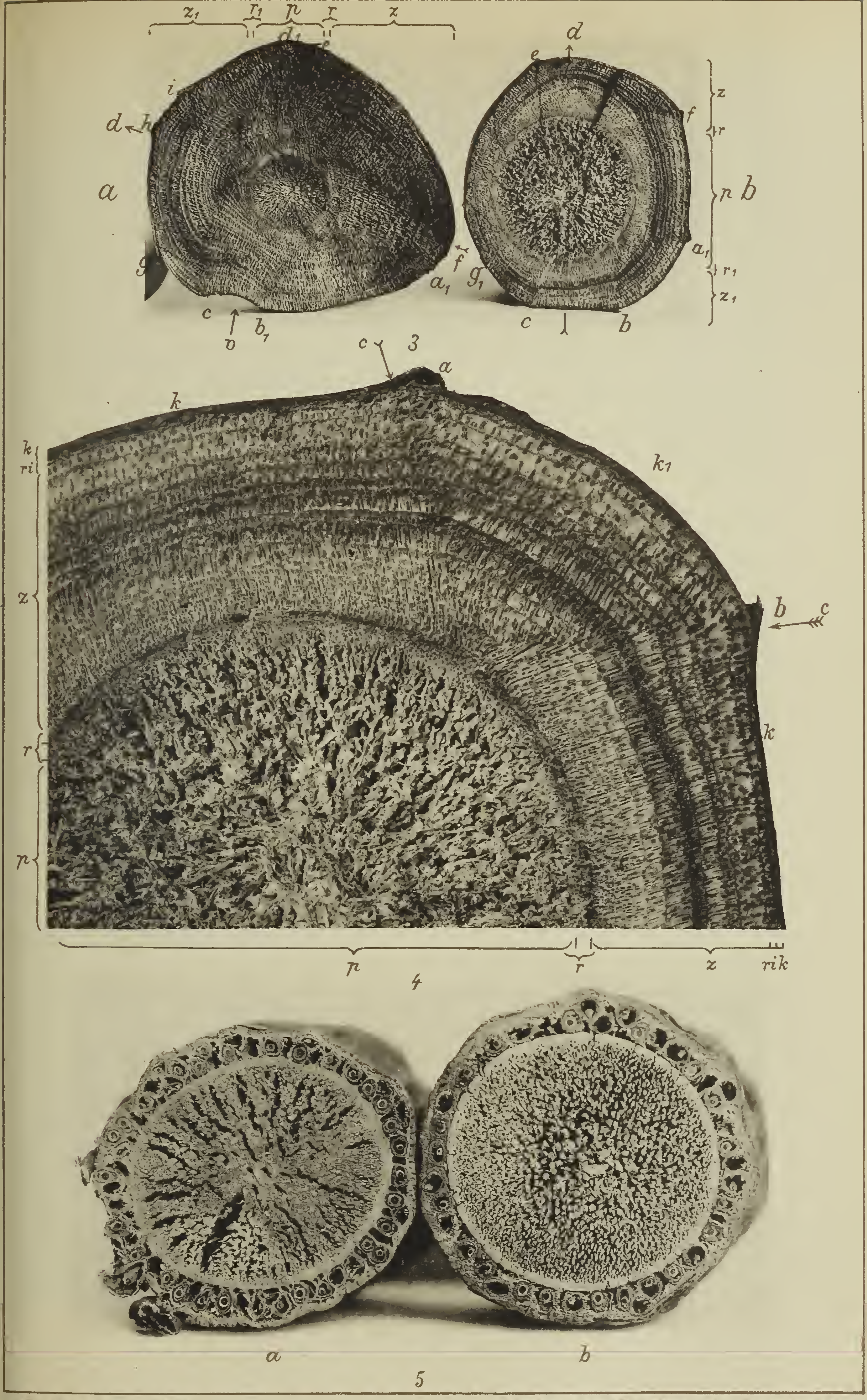
Fig. 12 zeigt in größerem Maßstab den gegabelten Stammteil von Fig. 1; in zwei Gabelungen sind die Narben der Blütenstände, mit deren Auftreten die Verzweigung im Zusammenhang steht, sichtbar. Ast 1 links, 4 rechts.

Fig. 13. Partie aus dem Waterberggebiet (nach: Daheim, 40. Jahrg., No. 38, p. 1) mit einem Hain von uralten *Aloë dichotoma*, welche sämtlich in der geschilderten Weise gabelig verzweigt sind.

L. Lindinger phot.

Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.

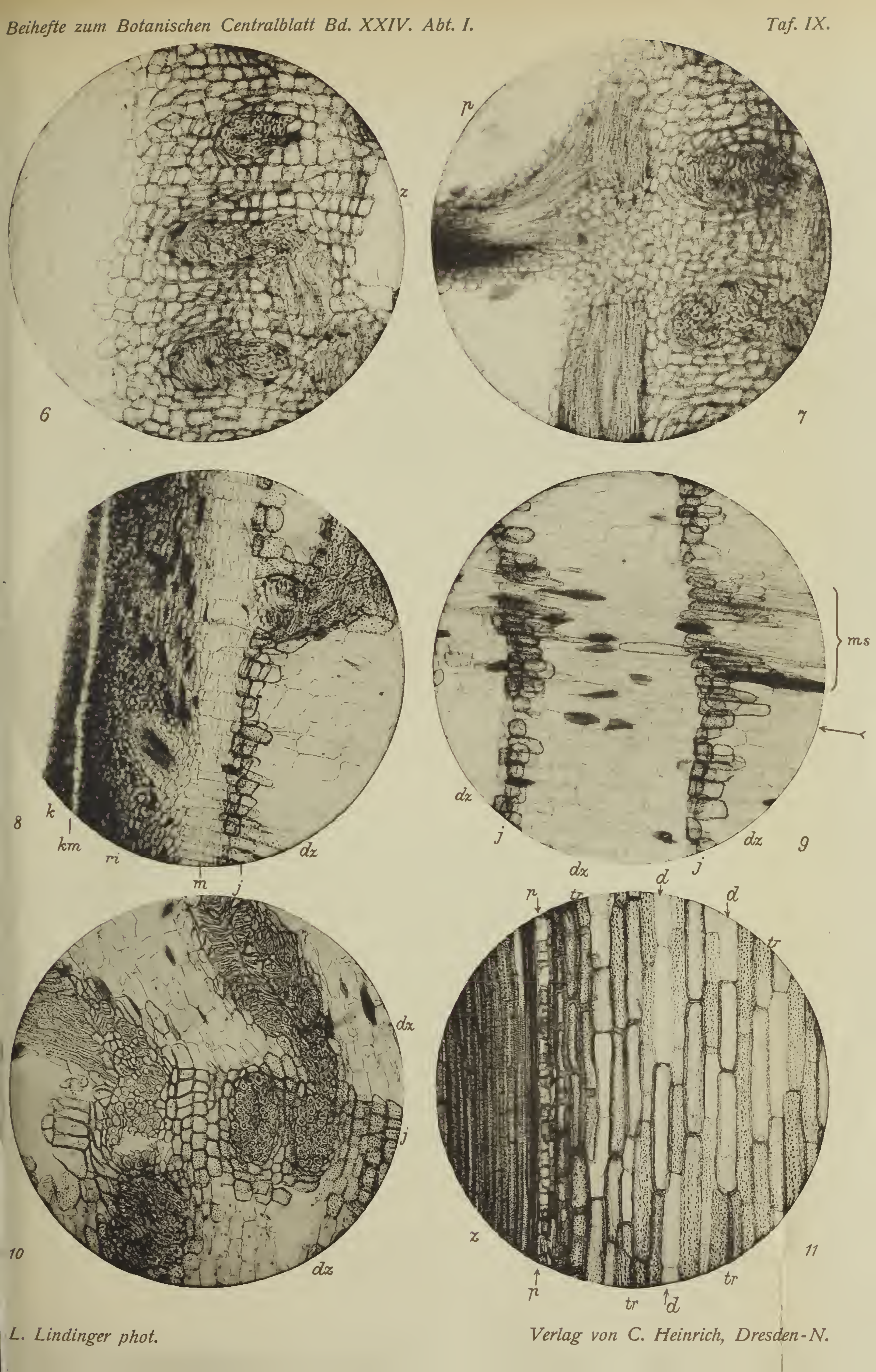

BRITISH MUSEUM
B
D
NATURAL HISTORY



L. Lindinger phot.

Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.


BRITISH MUSEUM
B
D
NATURAL HISTORY



L. Lindinger phot.

Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.


BRITISH MUSEUM
B
D
NATURAL HISTORY



12

13

L. Lindinger phot.

Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.



BRITISH MUSEUM
B
D
NATURAL HISTORY

Beiträge zur Kenntnis des Geotropismus.

Von

Walter Grottian.

I. Über den Einfluss einiger anästhesierender Substanzen auf das Wachstum und den Geotropismus der Wurzeln.

Studien über den Einfluß der Anästhetika auf die verschiedenartigsten Lebensprozesse der Pflanzen sind in großer Zahl ausgeführt worden. Da sich die vorliegende Arbeit mit der Beeinflussung des Wachstums und des Geotropismus durch einige anästhesierende Substanzen beschäftigt, interessieren uns hier vor allen Dingen die Untersuchungen der folgenden Forscher:

Wie Townsends Abhandlungen über „The correlation of growth under the influence of injuries" uns berichtet, beobachtete dieser Autor das Längenwachstum der Wurzeln von Keimpflanzen in einer Luft, welche durch Wasser mit Ätherzusatz feucht und ätherhaltig erhalten wurde. Bei Verwendung von nur 0,1 ccm Äther auf 200 ccm Wasser trat zuerst Wachstumsverzögerung, nach kurzer Zeit jedoch eine Beschleunigung ein. Ein gleiches Resultat erzielte er durch einen anderthalbstündigen Aufenthalt der Keimlinge in einer stark ätherhaltigen Atmosphäre. In diesem Falle setzte die Beschleunigung nach 24 Stunden ein und währte vier Tage lang. Ließ Townsend diese starke Ätheratmosphäre längere Zeit auf die Pflanzen einwirken, so wurde die Wachstumstätigkeit geschwächt oder es trat ein Absterben der Keimlinge ein. Eine Bestätigung fanden diese Ergebnisse durch Versuche Sandstens, der eine gleiche Wirkung auch durch Chloroformdämpfe, aber nicht durch Alkohol erzielen konnte. Eine Untersuchung des Einflusses des Äthers auf die Größe der Zuwachszone hatte sich besonders Popovici zur Aufgabe gemacht und hierbei gefunden, daß je nach der Dauer des Aufenthaltes der Keimpflanzen im Ätherwasser eine mehr oder minder starke Verkürzung der wachstumsfähigen Zone eintrat und selbige schließlich vollständig auf die Zone des Urmeristems beschränkt werden konnte. Wurden die Wurzeln wieder normalen Verhältnissen ausgesetzt, so erlangte die Zuwachszone bereits innerhalb 24 Stunden ihre frühere Größe.

Ein gleiches Resultat, wie die oben erwähnten Versuche Townsends, ergaben die Untersuchungen Burgersteins. Außerdem beobachtete dieser Autor, „daß Hypokotyle in einer Atmosphäre, hergestellt durch Verdunstung von 4—8 ccm flüssigen Äthers in 100 cdm Luftraum, sich bei horizontaler Lage im Dunkeln geotropisch krümmen“. In einer Atmosphäre mit demselben Prozentgehalt an Chloroform trat jedoch „übereinstimmend mit der Sistierung des Wachstums kein Tropismus ein“. Weitere Untersuchungen über die Beeinflussung des Geotropismus durch Chloroform waren bereits längere Zeit vor der soeben erwähnten Arbeit Burgersteins von Correns gelegentlich seiner Arbeiten „über die Abhängigkeit der Reizerscheinungen höherer Pflanzen von der Gegenwart freien Sauerstoffs“ unternommen worden. Diese ergaben, daß nicht nur das Wachstum und der Geotropismus chloroformierbar sind, sondern daß „die Narkose auch, je nach ihrer Stärke, die geotropische Nachwirkung nur unterbrechen oder dauernd aufheben“ kann. Während Correns bei seinen Versuchen erst nach dem Einsetzen der geotropischen Krümmung die Keimlinge dem Einfluß des Chloroformwassers unterwarf und die daraus entstehenden Erscheinungen beobachtete, waren bei den Czapekschen Untersuchungen, welche sich mit der Wirkung des Chloroform auf den Geotropismus beschäftigen, die Keimlinge von Beginn der Versuche an der Chloroformeinwirkung ausgesetzt. Nach Ablauf einer bestimmten, jedoch von Czapek nicht näher angegebenen Zeit kamen die Pflanzen aus dem Chloroformwasser in Kölbchen mit reinem Wasser, welche auf einem Klinostaten angebracht waren, „um den Eintritt einer etwaigen geotropischen Reaktion sicherstellen“ zu können. Die hierbei erzielten Ergebnisse waren folgende: „Chloroformnarkose verlängert die geotropische Präsentationszeit um mehrere Stunden und vergrößert auch die Reaktionszeit, indem die Krümmung erst beträchtlich verzögert einsetzt. Die eben noch für das Weiterleben unschädliche Grenzkonzentration der wässerigen Chloroformlösung hemmt die Reaktionstätigkeit vollkommen, wogegen sie die Perzeptionsfähigkeit nur herabsetzt“.

Ich hatte mir die Aufgabe gestellt, den Einfluß einiger anästhesierender Substanzen auf das Wachstum und den Geotropismus zu untersuchen, insbesondere, ob durch einen gewissen, jedoch von mir nicht näher festgelegten Gehalt der Atmosphäre an dem Narkotikum die geotropische Krümmung verhindert werden kann, ohne daß dabei diejenige Funktion vollständig unterdrückt wird, mittelst welcher die Reizreaktion vollzogen wird.

Bei den Versuchen war die Anordnung für die verschiedenen Anästhetika die gleiche; sie möge deshalb vorangestellt werden. Als Material dienten Keimlinge von *Lupinus albus*. Nach 24 stündiger Quellung in Wasser wurden die möglichst gleichgroßen Samen in mit feuchtem Sägemehl locker angefüllte Kisten gepflanzt. Sobald die Wurzeln eine Länge von 30—40 mm erlangt hatten, waren sie verwendungsfähig. Die Keimlinge wurden durch Abspülen mit Wasser gut von den anhaftenden Sägemehlteilchen befreit, mit Filtrierpapier etwas getrocknet und darauf mit sechs

Tuschmarken versehen, die, je 2 mm voneinander entfernt, die ersten 12 mm des Wurzelendes umfaßten. Bisweilen wurde nur ein 12 mm von der Spitze entfernter Tuschestrich angebracht. In dieser Weise vorbereitet, wurden die Keimlinge nach Anfeuchtung mit Wasser mittelst je zweier durch die Kotyledonen geführter Stecknadeln in wagerechter Lage untereinander an einem Korkzylinder befestigt, welchen ich mir durch Aufziehen von durchbohrten Korken auf eine Glasröhre hergestellt hatte. Ein Umfallen dieser Zylinder bei der durch die Keimlinge hervorgerufenen einseitigen Belastung wurde dadurch vermieden, daß ich auf dem Boden des Glasgefäßes, in welches die Korkzylinder später gestellt wurden, einen durchbohrten Kork befestigte, in dessen Öffnung das untere Ende der mit den übrigen Korken versehenen Glasröhre gesteckt wurde, oder dadurch, daß ich zwischen die beiden untersten Korke ein Bleistück einschob. Um ein Austrocknen der Samen zu verhindern, wurden Wattebäuschchen um dieselben gelegt, welche, wie weiter unten beschrieben wird, befeuchtet wurden. Von diesen so hergerichteten Korkzylindern kam je einer in einen 1100 ccm fassenden, mit Filtrierpapier ausgekleideten Glaszylinder. Natürlich war es nötig, daß die Keimlinge von Beginn des Versuches an sich in einer Atmosphäre befanden, welche inbetreff des Anästhetikumgehaltes möglichst derjenigen entsprach, welche sich später dadurch herausbildete, daß die in den Glaszylinder gegossene Flüssigkeit so lange verdampfte, bis ihre Dampfspannung gleich dem Dampfdruck der entstandenen Atmosphäre war. Zu diesem Zwecke wurde bei den meisten Versuchen bereits vor dem Markieren der Keimlinge der größte Teil der jemalig zur Verwendung kommenden wässerigen Lösung des Anästhetikum — im ganzen wurden 50 ccm Lösung angewendet — in den betreffenden Zylinder gegossen, welcher dann verschlossen wurde; der Rest der Lösung diente später zum Durchtränken der die Samen umgebenden Wattebäuschchen. Waren sodann die Korkzylinder mit den Keimlingen versehen, so wurden sie in die Glasgefäße gestellt, welche sofort wieder mit Glasplatten verschlossen wurden, die auf der Innenseite mit angefeuchtetem Filtrierpapier ausgekleidet waren. Ein luftdichter Verschluß wurde nach Möglichkeit dadurch erzielt, daß sowohl der Rand des Glasdeckels als auch der des Glaszylinders abgeschliffen und mit Fett bestrichen waren; außerdem wurde die Glasplatte mit einem Gewicht beschwert. Die Gefäße kamen dann unter Dunkelstürze. Die Temperatur schwankte zwischen 14° und 18° C. Um den von dem Anästhetikum eingenommenen Raum zu bestimmen, sind von dem Inhalt des Glaszylinders (1100 ccm) das Volumen des Korkzylinders mit Keimlingen sowie die 50 ccm Lösung in Abzug zu bringen. Der Nettoluftraum betrug danach ca. 850 ccm.

Jeder Zylinder wurde mit neun Keimlingen beschickt, von denen je drei nach 24 Stunden zur weiteren Untersuchung herausgenommen wurden. Um die Wirkung eines vorübergehenden Aufenthaltes der Keimpflanzen in anästhesierenden Dämpfen zu erforschen, kamen diese entfernten Lupinen nach Abspülen mit

Wasser und Versehen mit neuen Wattebäuschchen in horizontaler Lage in eine feuchte Kammer, welche unter einen Dunkelsturz gestellt wurde. Infolge der Verflüchtigung der noch in den Keimlingen enthaltenen anästhesierenden Substanzen war hier die Luft zuerst nicht vollständig frei von einer Beimengung dieser Stoffe; deswegen wurde dieselbe anfangs durch mehrmaliges Abheben der Glasglocken durch neue ersetzt. Die zurückbleibenden Keimpflanzen kamen sofort in einen anderen, schon bereitgehaltenen Glaszylinder mit dem betreffenden Anästhetikum. Selbstverständlich wurden auch hier die Wattebäuschchen durch neue ersetzt. Auf diese Weise gelang es, die Keimlinge möglichst schnell wieder denselben Verhältnissen auszusetzen, in denen sie sich vorher befanden.

Um ein relativ sicheres Resultat zu erlangen, wurden die Versuche mehrere Male wiederholt. Natürlich ergaben dieselben nicht in allen Fällen ein vollständig übereinstimmendes Resultat, sondern es wurden gelegentlich kleinere Abweichungen durch die individuelle Verschiedenheit der Samen an Widerstandsfähigkeit gegen äußere Einflüsse hervorgerufen. Gleich vorausschicken will ich, daß gelegentlich bei einzelnen Wurzeln Krümmungen anormaler Art auftraten, wie sie bei Wurzeln häufig in Erscheinung treten. Es wurde nebenher untersucht, ob selbige vielleicht in irgend einer Beziehung zu dem in anatomischer Beziehung bilateral symmetrischen Bau der Lupinenwurzel stehen, jedoch verliefen diese Untersuchungen resultatlos. Von anästhesierenden Substanzen verwendete ich Chloroform, Äther, Äthylalkohol und Amylalkohol (Isobutylkarbinol). Da die erhaltenen Ergebnisse sich am deutlichsten bei den Versuchen mit Amylalkohol zu erkennen gaben, so mögen die diesbezüglichen Untersuchungen vorangestellt werden.

Amylalkohol.

Aus gesättigtem Amylalkoholwasser wurden durch weitere Verdünnung Lösungen von verschiedenem Prozentgehalt hergestellt. Man durfte annehmen, daß der Anästhetikumgehalt der in den Glaszylindern erzeugten Atmosphären annähernd proportional war der in den Lösungen enthaltenen Menge der Anästhetika, besonders da fast alle Narkotika, welche, wie Äther, Amylalkohol und Chloroform, nur in geringer Menge sich in Wasser lösen, in kurzer Zeit beinahe vollständig aus der Lösung in den darüber befindlichen Luftraum entweichen. Dieses wurde durch zwei mißglückte Versuche bestätigt. Die hierbei verwendeten Lösungen von 5 % und 10 % Amylalkoholwasser waren 24 Stunden vor dem Ansetzen der Versuche hergestellt und in Glasflaschen aufbewahrt worden, welche sie nicht ganz erfüllten. Die Lösungen gelangten ohne vorheriges Umschütteln zur Verwendung. Die Resultate der beiden Versuche ergaben, daß vor dem Gebrauch fast aller Amylalkohol aus dem Wasser entwichen sein mußte, denn die Wurzeln zeigten nach 24stündiger Versuchsdauer eine fast ebenso starke Krümmung, wie die in reinem Wasserdampf befindlichen. Diese Eigenschaft der Anästhetika verlangte ein rasches Einsetzen der Keimlinge in die

Glaszylinder. Trotzdem dieses nach Möglichkeit erstrebt wurde, war ein Entweichen eines Teiles des Dampfes bei der von mir angewendeten Versuchsmethode nicht zu vermeiden. Diese Ungenauigkeit kam für mich jedoch wenig in Betracht, da ich mir nur die Aufgabe gestellt hatte, zu erforschen, ob durch einen gewissen Anästhetikumgehalt die geotropische Krümmung verhindert werden könnte, ohne daß dabei auch das Wachstum vollständig gehemmt würde. Wollte man näher auf die Bestimmung der direkten Menge des in der Atmosphäre enthaltenen Narkotikum eingehen, so müßte hier eine viel kompliziertere und exaktere Versuchsmethode Platz greifen.

Nach einigen orientierenden Versuchen gelangten nur noch 2—20 % Lösungen des gesättigten Amylalkoholwassers zur Verwendung. Das spezifische Gewicht des Amylalkohol betrug 0,814. Da sich bei 16,5° C ein Teil Amylalkohol in 39 Teilen Wasser löst, so enthielten die 50 ccm der von mir benutzten Lösungen von 2, 3, 5, 7,5, 10, 15 und 20 % 0,020, 0,031, 0,051, 0,077, 0,102, 0,153 und 0,204 g des Anästhetikum. Im weiteren Verlaufe dieser Arbeit soll der Kürze halber unter a-prozentigem Amylalkoholwasser stets eine Lösung verstanden werden, welche in 100 ccm Lösung a ccm gesättigtes Amylalkoholwasser enthält. Ein Gleiches gilt für die später folgenden Bezeichnungen: Ätherwasser und Chloroformwasser.

Kamen in den Glaszylinder 50 ccm von 20 % Amylalkoholwasser, so starben innerhalb 24 Stunden sämtliche Keimlinge ab. Den gleichen Erfolg rief auch der Aufenthalt in 15 % hervor, wenn sich derselbe über mehr als 24 Stunden erstreckte. Innerhalb des ersten Tages erfolgte noch eine Streckung der wachstumsfähigen Zone um 1—2 mm. Wurden die Pflanzen nach 24 Stunden in horizontaler Lage in die von Alkoholdämpfen freie feuchte Kammer gebracht, so war nach längerer Zeit eine geotropische Krümmung zu beobachten.

Eine Herabsetzung des Gehaltes an dem Anästhetikum um weitere 5 % rief gleichfalls eine Schwächung des Wachstums hervor, welche mit einer vollständigen Verhinderung der Abwärtskrümmung verbunden war. Die Zuwachsgröße schwankte zwischen ein und drei Millimetern. Ein 24stündiger Aufenthalt in dieser Atmosphäre schädigte die Wurzeln keineswegs, denn sie zeigten, sobald sie in den feuchten Raum gebracht waren, nach einigen Stunden eine deutliche geotropische Krümmung. 48stündiges Verweilen in 10 % Amylalkoholwasserdampf hingegen vernichtete das Leben der Wurzelspitzen vollständig. Wurden die Keimlinge darauf in wagerechter Lage normalen Verhältnissen ausgesetzt, so brachen nach ca. sieben Tagen, 10 mm von der Wurzelspitze entfernt, Nebenwurzeln hervor.

In ähnlicher Weise wirkte eine Atmosphäre, die durch Verdunstung von 2—5 % Amylalkoholwasser hergestellt worden war. Eine Abwärtskrümmung der Wurzel trat während der dreitägigen Versuchsdauer nicht ein. Die Zuwachsgröße schwankte zwischen

1,5 und 5,0 mm. Als Beispiel möge ein bei Verwendung von 3 % Amylalkoholwasser gefundenes Resultat angeführt werden.

Versuchsdauer: 2. Mai bis 5. Mai 1907.

Wurzeln	Zuwachs	
	bis zum 3. Mai	bis zum 5. Mai.
1.	— 1,0	abgestorben
2.	+ 3,0	4,0
3.	3,0	4,0
4.	3,0	4,0
5.	3,0	3,0
6.	2,5	3,5
7.	4,0	5,0
8.	1,0	1,5
9.	0,5	1,5

Alle Wurzeln blieben gerade; die erste zeigte am 3. Mai eine Verkürzung um 1,0 mm infolge Turgorsinkens, am 5. Mai war sie abgestorben. Die übrigen acht Wurzeln wurden darauf in wagerechter Lage in die feuchte Kammer gebracht und zeigten bis zum 8. Mai sämtlich geotropische Krümmung.

Je ein Versuch mit 2 und 3 % Amylalkoholwasser blieb über die gewöhnliche Dauer von drei Tagen hinaus stehen. Es zeigte sich hierbei, daß nach 84 bezw. 96 Stunden in jedem der beiden Glaszylinder zwei Wurzeln sich abwärts gekrümmt hatten, während bei vier anderen der Beginn der Krümmung zu beobachten war. Bei dieser Konzentration des Amylalkoholdampfes war durch denselben also nur eine, wenn auch recht starke Verzögerung der geotropischen Krümmung verursacht worden. Jetzt fragte es sich, ob vielleicht auch in allen übrigen Amylalkoholatmosphären, in denen noch Wachstum, aber innerhalb dreier Tage keine tropistische Krümmung zu bemerken war, bei längerer Versuchsdauer die Krümmung nachgeholt werde. Um dieses festzustellen, führte ich eine Reihe von Versuchen aus, bei denen ich mich einer Anzahl von Glaszylindern bediente, welche dem verdunstenden Amylalkoholwasser einen Nettoluftraum von 1600 ccm darboten. Da bei diesen Versuchen der dem Amylalkoholdampf zur Verfügung stehende Raum ungefähr doppelt so groß war, wie bei den früheren, so kamen 100 ccm statt 50 ccm Lösung in die Glaszylinder. In der seitlichen von Filtrierpapier gebildeten Auskleidung der Gefäße befand sich ein 4—5 cm breiter Spalt, so daß die Wurzeln von draußen beobachtet werden konnten. Jeder Zylinder enthielt vier Keimlinge. Im übrigen war die Versuchsanordnung die gleiche, wie sie oben beschrieben wurde. Es ergaben sich folgende Resultate:

10 % Amylalkoholwasser.

Die Keimlinge blieben, abgesehen von wenigen anormalen Krümmungen, während dreier Tage gerade. Da nach dieser Zeit ein Absterben der Wurzelspitze konstatiert wurde, wurden die Versuche abgebrochen und die Wurzellänge gemessen. Die Ergebnisse sind in der folgenden Tabelle niedergelegt. Die Zone zwischen

der Wurzelspitze und der ersten Marke möge mit 1, die nächsten in basipetaler Reihenfolge mit 2, 3 etc. bezeichnet sein.

Versuch vom 17. November bis 19. November.

Zuwachs	in Zone
mm 1,5	2—4
„ 1,0	1—3
„ 1,5	1—4
„ 1,5	1—3

Versuch vom 19. November bis 21. November.

Zuwachs	in Zone
mm 2,0	1—5
„ 1,5	1—5
„ 2,0	1—5
„ 1,5	1—5

Versuch vom 19. November bis 22. November.

Zuwachs	in Zone
mm 2,0	1—4
„ 1,0	1—4
„ 2,0	1—5
„ 2,0	1—4

Der konstatierte Zuwachs schwankte also zwischen 1 und 2 mm. Der größte Teil desselben fiel durchschnittlich auf Zone 3.

7,5 % Amylalkoholwasser.

Versuch vom 16. November bis 20. November.

Zuwachs	in Zone
mm 6,0	1—5
„ 6,0	1—5
„ 5,5	1—5
„ 5,0	1—4

Versuch vom 17. November bis 20. November.

Zuwachs	in Zone
mm 3,0	1—4
„ 4,0	1—4
„ 3,5	1—3
„ 2,0	1—4

Auch bei diesen Versuchen blieben die Wurzeln wagerecht gerichtet. Der größte Zuwachs war auch hier meistens in der dritten Zone, bei dem zweiten der beiden angeführten Versuche jedoch überwiegend in der ersten Zone zu bemerken.

5 % Amylalkoholwasser.

Versuch vom 14. November bis 22. November.

Zuwachs	in Zone
mm 4,5	1—4
„ 6,0	1—5
„ 6,0	1—5
„ 3,5	1—4

Sämtliche Keimwurzeln gerade. Der größte Zuwachs fiel stets auf die erste Zone. In einem Falle nahm diese Zone die Hälfte des Gesamtzuwachses für sich in Anspruch, in einem anderen überstieg sie dieselbe sogar. Es folgt hieraus, daß die Zonen des stärksten Wachstums gegen den Einfluß des Amylalkohols widerstandsfähiger sein müssen als die übrigen. Dies ist ein Resultat, welches mit dem von Popovici durch Äthereinwirkung erzielten übereinstimmt. Bei Verwendung von 5 % bezw. 7,5 % Amylalkoholwasser wurden die Versuche abgebrochen, sobald eine der Wurzelspitzen durch glasiges Aussehen ihr Absterben erkennen ließ.

Wie diese Untersuchungen ergaben, war es also möglich, durch einen bestimmten Gehalt der Luft an Amylalkoholdampf nicht nur die geotropische Reaktion, sondern auch die Perzeption des Reizes zu verhindern, während noch ein beschränktes Wachstum vorhanden war, welches natürlich schließlich auch sistiert wurde.

An zweiter Stelle mögen die Versuche mit

Äthylalkohol.

Erwähnung finden. Die Prozentangaben beziehen sich hier auf den direkten Gehalt an Äthylalkohol. In allen folgenden Versuchen verwendete ich wieder die 1100 ccm fassenden Glaszylinder, welche 50 cm der betreffenden Anästhetikumlösung enthielten.

7,5 % Äthylalkohol wirkte bereits tödlich auf die Lupinen ein; auch die nach 24 Stunden in die feuchte Kammer gebrachten Lupinen konnten sich von der erlittenen Schädigung nicht wieder erholen.

Bei 5 % unterblieb in den Glaszylindern die Abwärtskrümmung. Die markierte Zone zeigte nur eine geringe Verlängerung (0,5—1,0 mm). Waren die Keimlinge 48 oder 72 Stunden der Alkoholwirkung ausgesetzt gewesen, so hatten die Wurzelspitzen ihre Lebensfähigkeit eingebüßt. Wurden sie darauf in normale Verhältnisse versetzt, so bildeten sich jedoch noch Nebenwurzeln aus. Ein kürzeres Verweilen in dem betreffenden Alkoholdampf konnte nur eine vorübergehende Hemmung des Wachstums und der Krümmung bewirken, denn, sobald die Keimlinge in horizontaler Lage in den feuchten Raum gebracht waren, trat innerhalb 2—3 Tagen die Abwärtskrümmung ein.

4 % Äthylalkohol hatte eine ähnliche Wirkung wie 5—10 % Amylalkoholwasser. Der Alkoholdampf hemmte zwar vollständig die geotropische Krümmung, ließ aber einen Zuwachs von 1—2 mm zu.

Eine weitere Herabsetzung des Alkoholgehaltes hatte nur eine Verzögerung der Abwärtskrümmung zur Folge; innerhalb 24 Stunden hatten sich sämtliche Keimlinge gekrümmt. Die Lösungen — 50 ccm — mit einem Gehalt von 7,5, 5, 4 und 3 % enthielten 2,980, 1,987, 1,589 und 1,192 g Äthylalkohol.

Äther.

Da die Verwendung von gesättigtem Ätherwasser den Tod der Lupinenkeimlinge zur Folge hatte, mußten weitere Verdünnungen Platz greifen.

40 % Ätherwasser durften die Pflanzen ohne vollständige Schädigung nur 24 Stunden ausgesetzt werden, denn nach längerer Zeit trat ein von der Spitze ausgehendes Erschlaffen der Wurzel ein. Kamen die Sämlinge nach dem ersten Tage horizontal in die feuchte Kammer, so war zwar bereits das Leben der Wurzelspitze erloschen, aber 10—20 mm oberhalb derselben brachen nach acht Tagen neue Wurzeln hervor.

Ungefähr ein gleiches Resultat ergab 30 % Ätherwasser. Nur zwei Keimlinge zeigten im feuchten Raum eine Abwärtskrümmung. Bei den übrigen starben ca. 3 mm der Spitze der Wurzel ab; innerhalb acht Tagen traten Nebenwurzeln auf. Wachstum konnte nicht konstatiert werden.

Wurde der Prozentgehalt der Lösung an Ätherwasser um weitere 10 % erniedrigt, so übte die Ätheratmosphäre eine Wirkung aus, welche der durch 5—10 % Amylalkoholwasser oder 4 % Äthylalkohol erzielten entsprach. Im äthererfüllten Raume trat keine Krümmung ein; es war jedoch in 24 Stunden ein geringer Zuwachs, in 72 Stunden ein solcher von 2—3,5 mm erzielt worden. Wurden die Pflanzen in die feuchte Kammer gebracht, so zeigte sich bald eine geotropische Krümmung der Wurzeln. Zwei Beispiele mögen hier erwähnt werden.

25 % Ätherwasser.

7 Keimlinge, am 10. Juli angesetzt.

Zuwachs bis zum 13. Juli	16. Juli	22. Juli
mm 2,2	1,5	Turgorsinken.
„ 3,0	2,5	
„ 2,75	2,5	
„ 2,5	3,0	
„ 2,0	2,0	
„ 2,5	3,0	
„ 2,75	2,0	

Keine Krümmung. Wie die zweite Zahlenreihe ergibt, war ein Sinken des Turgors größtenteils bereits am sechsten Tage der Versuchsdauer eingetreten.

20 % Ätherwasser.

4 Keimlinge, am 10. Juli angesetzt.

Zuwachs bis zum 13. Juli	16. Juli	22. Juli.
mm 3,5	3,5	Turgor-sinken.
„ 2,75	2,0	
„ 3,5	3,5	
„ 3,0	3,0	

Auch hier fand nach dem 13. Juli kein weiteres Wachstum statt; desgleichen wurde keine geotropische Krümmung beobachtet.

Bereits 15 % Ätherwasser konnte nur verzögernd auf das Einsetzen der Abwärtskrümmung einwirken. Bei 10 % trat die Krümmung stets innerhalb der ersten 24 Stunden ein.

Konzentriertes Ätherwasser enthält in 100 ccm Lösung 8,4 g Äther. Demnach hatten die 50 ccm der verwendeten Flüssigkeiten von 40, 30, 20, 15 und 10 % einen Gehalt von 1,680, 1,260, 0,840, 0,630 und 0,420 g Äther aufzuweisen.

Chloroform.

Nach einigen orientierenden Versuchen gelangten nur noch 25, 30, 40, 50, 60 und 70 % Chloroformwasser zur Verwendung. Da sich bei 15—20° C in 100 ccm Wasser 0,7 g Chloroform lösen, so enthielten bei Benutzung von je 50 ccm Lösung die einzelnen Glaszylinder 0,088, 0,105, 0,140, 0,175, 0,210 und 0,245 g Chloroform.

Eine Atmosphäre, die durch 75 % Chloroformwasser erzeugt war, wirkte tödlich.

Bei 70 % machte sich die Herabsetzung des Turgor erst innerhalb des zweiten Tages bemerkbar. Jedoch genügte bereits ein 24stündiges Verweilen in diesem Chloroformdampfe, um auch die in normale Lebensbedingungen zurückversetzten drei Keimlinge absterben zu lassen.

Wurde der Gehalt des Anästhetikum um weitere 10 % herabgesetzt, so rief ein 72stündiger Aufenthalt in demselben eine tödliche Wirkung hervor. Die Lebenskraft der Keimlinge wurde jedoch nicht vernichtet, wenn diese in dieser Atmosphäre nur 24 bis 48 Stunden verweilt hatten. 2—3 mm der Wurzelspitze starben zwar ab; dafür brachen aber in der feuchten Kammer nach 5 bis 7 Tagen, 10—20 mm von der Wurzelhaube entfernt, seitlich zahlreiche abwärtswachsende Nebenwurzeln hervor. Ein Zuwachs war an den Wurzeln natürlich nicht zu konstatieren.

50—30 % Chloroformwasser übte insofern eine gleiche Wirkung aus, als eine Abwärtskrümmung der Wurzeln nicht eintrat. Wurden die Keimlinge in normale Verhältnisse gebracht, so war ein Unterschied in den Einwirkungen der verschiedenen Lösungen erkennbar. Während 72stündiger Aufenthalt in 50 % Chloroformwasserdampf bei allen Keimlingen ein Absterben der Wurzelspitze hervorrief, konnten von den Wurzeln, die aus Zylindern mit 40 oder 30 % Chloroformwasser stammten, noch ca. 33 bezw. 66 %

eine Abwärtskrümmung in der feuchten Kammer ausführen. Es hatte also das Chloroform nur auf einen Teil der Pflanzen schädlich einwirken können. Was das Wachstum anbetrifft, so wurde es durch 50 % Chloroformwasser fast vollständig gehemmt. Dagegen wurde bei 40 % ein Zuwachs von 0,5—2,0 mm und bei 30 % ein solcher von 1,0—2,0 mm erzielt, ganz entsprechend den bei 5—10 % Amylalkohol erlangten Ergebnissen.

Der Einfluß von 25 % Chloroformwasser trat nur in einer Verzögerung des Wachstums und der geotropischen Krümmung zu Tage.

Überblicken wir die bisherigen Resultate, so finden wir, daß die verwendeten Konzentrationen der Anästhetika derart stark waren, daß sie stets eine Wachstumsretardation hervorriefen, wenn nicht sogar der Tod der Keimlinge eintrat. Mit 5—10 % Amylalkoholwasser, 4 % Äthylalkohol, 20 % Ätherwasser und 30—40 % Chloroformwasser war ein Zustand erreicht worden, bei dem die geotropische Krümmung vollständig verhindert wurde, weil die Perzeption des Reizes unterdrückt war, während das Wachstum noch nicht erloschen war, beim Amylalkohol sogar eine relativ beträchtliche Größe aufwies.

Gegen dieses Resultat könnten vielleicht folgende Einwände erhoben werden:

Die geringen Zuwachsgrößen bei 30—40 % Chloroformwasser und 4 % Äthylalkohol könnten zu der Entgegnung führen, daß die auf obiger Stufe erzielte Verlängerung der Wurzel nicht durch Wachstum, sondern durch Turgoränderung hervorgerufen wäre. Da die Keimlinge vor dem Markieren mit Tusche durch Filtrierpapier etwas getrocknet und der Luft ausgesetzt waren, so konnten sie sich bereits etwas verkürzt haben, trotzdem ein Austrocknen natürlich nach Möglichkeit verhindert wurde. Kamen sie dann, markiert, in die mit Wasserdampf gesättigte Luft der Glaszylinder, so erreichte der Turgor wieder seine ursprüngliche Größe. Auch konnten vielleicht anfangs geringe Mengen des Anästhetikum den Turgor über die normale Höhe hinaus steigern und auf diese Weise das scheinbare Wachstum hervorrufen. Diesem widersprechen aber die Ergebnisse der Amylalkoholversuche, denn eine derartige Verlängerung, wie sie dort konstatiert wurde, kann keineswegs durch Turgoränderung bewirkt worden sein. Zur weiteren Begegnung dieses Einwandes wurden einige Keimlinge in Zuckerwasser oder 96 % Alkohol gelegt. Es trat dadurch eine Verkürzung der Wurzel um 1,5 mm ein. Um die gleiche Strecke schrumpften auch die Wurzeln zusammen, deren markierte Zone sich in der Anästhetikumatmosphäre um mehrere Millimeter verlängert hatte. Auf Turgoränderung beruhte der „Zuwachs" also nicht, denn in diesem Falle hätte die Länge der gemessenen Strecke unter die ursprüngliche sinken müssen. Zweitens könnte angenommen werden, daß der Zuwachs zu einer Zeit stattfände, zu welcher der Raum noch nicht mit dem Anästhetikumdampf erfüllt war, trotzdem diesem Zustand, wie oben beschrieben wurde, nach Möglichkeit dadurch vorgebeugt wurde, daß längere Zeit vor dem Einsetzen der Keimlinge die betreffende Flüssigkeit in den Glaszylinder gegossen wurde. Wenn auch dieser Einwand bereits durch den beim Amylalkohol erzielten Zuwachs

von 4—6 mm entkräftet wird, so wurde dennoch als weiterer Beweis gegen denselben folgende Versuchsreihe ausgeführt:

Die Markierung geschah erst nach zweistündigem Aufenthalt der Keimlinge in der mit der anästhesierenden Substanz erfüllten Luft. Der Zuwachs wurde nach 12 und nach 24 Stunden gemessen. Natürlich wurde hierbei für möglichst kurzen Aufenthalt der Keimpflanzen in der reinen Luft Sorge getragen; nach dem Messen kamen die Keimlinge nicht, wie bei früheren Versuchen, in einen neuen Glaszylinder, sondern wieder in den alten zurück, wobei ein Entweichen eines Teiles des Anästhetikumdampfes nach Möglichkeit vermieden wurde. Erwähnen will ich noch, daß die Pflanzen selbstverständlich nach dem Markieren in neue Gefäße gebracht wurden, und in diesem Falle die betreffende Flüssigkeit erst nach dem Einsetzen der Keimlinge in den Glaszylinder gegossen wurde. Im folgenden ist ein Auszug aus dieser Versuchsreihe niedergelegt.

7 % Amylalkoholwasser.

Zuwachs nach:	12 Std.	24 Std.
	mm 2,75	4,00
	„ 2,50	3,25
	„ 2,75	4,25
	„ 2,00	3,75
	„ 2,50	3,50
	„ 2,75	3,00
Durchschnitt:	„ 2,50	3,60

In den zweiten 12 Stunden war also durchschnittlich nur ein Zuwachs von 1,1 mm.

4,5 % Äthylalkohol.

Zuwachs nach:	12 Std.	24 Std.
	mm 1,25	2,25
	„ 1,75	3,75
	„ 1,50	3,00
	„ 1,25	2,75
	„ 2,00	3,75
	„ 1,75	2,75
	„ 1,75	3,00
Durchschnitt:	„ 1,60	3,10

Differenz: 1,50 mm.

22 % Ätherwasser.

Zuwachs nach:	12 Std.	24 Std.
	mm 2,25	3,25
	„ 2,00	3,00
	„ 2,25	2,75
	„ 2,75	3,75
	„ 2,50	3,25

Zuwachs nach:		12 Std.	24 Std.
	mm	1,25	2,25
	„	2,50	3,25
Durchschnitt:	„	2,20	3,00
		Differenz: 0,8 mm.	

35 % Chloroformwasser.

Zuwachs nach:		12 Std.	24 Std.
	mm	1,25	2,00
	„	1,75	2,25
	„	1,75	2,25
	„	1,25	1,75
	„	1,25	1,50
	„	1,75	2,25
	„	1,25	1,50
	„	1,00	1,50
Durchschnitt:	„	1,40	1,90
		Differenz: 0,5 mm.	

Stets hatte also auch noch in den zweiten 12 Stunden Wachstum stattgefunden. Daraufhin wird auch obiger zweiter Einwand hinfällig. Infolgedessen ist wohl als sicher anzunehmen, daß bei einem bestimmten Anästhetikumgehalt noch Wachstum, aber keine Perzeption des geotropischen Reizes stattfinden kann. Dieses Ergebnis steht im Widerspruch mit Czapeks eingangs erwähnten Untersuchungen, welche ergaben, daß eine Reizperzeption selbst noch bei der eben für das Weiterleben unschädlichen Grenzkonzentration der wässerigen Chloroformlösung stattfindet. Da Czapek keine Angabe über die Dauer der Chloroformwirkung macht, so ist es meines Erachtens überhaupt untunlich, von einer „für das Weiterleben unschädlichen Grenzkonzentration“ zu reden, da es hierbei keineswegs eine absolute Grenzkonzentration gibt. In meinen Versuchen hat, meiner Ansicht nach, sicher keine Perzeption des geotropischen Reizes stattgefunden, denn, wenn dieses der Fall gewesen wäre, hätten die Wurzeln eine Krümmung vollziehen müssen, da das Wachstum, auf dem die Reaktion beruht, nicht erloschen war. Auch wenn sich letzteres fast auf die ersten beiden Zonen beschränkte (siehe die Versuche mit 5 % Amylalkoholwasser), während die Krümmung vorwiegend von der dritten Zone vollzogen wird, so hätte sich wenigstens ein Krümmungsbestreben in einem „Asymmetrischwerden“ der Wurzelspitze zu erkennen geben müssen.

In den angeführten Versuchen zeigte sich bei allen Wurzeln, ganz gleich, ob ihre Spitze später abstarb oder sich krümmte, einige Millimeter oberhalb der Wurzelhaube eine mehr oder minder starke Verdickung. Besonders deutlich war dieselbe bei den Keimlingen in der Chloroformatmosphäre zu erkennen; hier war sie verhältnismäßig kurz und von fast kugelförmiger Gestalt. Vor und hinter derselben war eine geringe Einschnürung zu bemerken. Im Laufe der Zeit verschwand die Anschwellung wieder. Eine derartige Veränderung der Gestalt der Streckungszone der Wurzel

hatte bereits Nemec durch Chloralisierung, sowie durch Äther-, Benzin-, Benzol- und Alkoholdämpfe erhalten.

Es galt nun noch zu untersuchen, ob nicht etwa durch bedeutend geringere Konzentration der verwendeten Anästhetikalösungen eine Beschleunigung des Wachstums und des Geotropismus bewirkt werden könnte. Von einer Förderung des Wachstums durch geringe Äthermengen und schwache Chloroformatmosphären berichteten uns bereits die eingangs erwähnten Arbeiten Townsends, Sandstens und Burgersteins. Auch von mir wurden diesbezügliche Untersuchungen ausgeführt, die ich hier kurz mitteilen möchte. Es wurde hierbei die anfangs erwähnte Versuchsmethode verwendet. Die Glaszylinder enthielten je 50 ccm Lösung von 0, 0,01, 0,02, 0,1, 0,5 bezw. 1,0 % Ätherwasser. Demnach betrug die Äthermenge der Lösung im Mindestfalle 0,0042 g, im Höchstfalle 0,42 g. Die Versuchsdauer — es wurde jeder Versuch zweimal wiederholt — betrug $3^1/_2$, 4 oder $5^1/_2$ Stunden. Die Anzahl der für jeden Glaszylinder verwendeten Keimlinge war im ersten Falle vier, in den beiden letzten acht bezw. neun. Das Ergebnis ist in der folgenden Tabelle niedergelegt.

Gehalt an Ätherwasser:	Zuwachs in mm:		
	I	II	III
0 %	2,75	1,80	2,90
0,01 %	3,30	2,50	3,00
0,02 %	2,40	2,80	3,50
0,1 %	3,00	2,20	2,90
0,5 %	3,00	1,80	3,40
1,0 %	2,60	2,10	2,80

Bei Betrachtung der Resultate in jeder Versuchsreihe für sich bemerkt man, daß mit der Zunahme der Konzentration der Lösung die Abnahme der Zuwachsgröße nicht Hand in Hand geht, sondern daß bisweilen eine stärkere Lösung auch einen größeren Zuwachs zu verzeichnen hat. Wie ein Vergleich der Versuchsreihen miteinander ergibt, ist diese Ausnahme in allen Versuchsreihen nicht an gleicher Stelle anzutreffen. Trotz dieser Abweichungen, die auf kleine Ungenauigkeiten der Versuchsmethode, zum größten Teil aber wohl auf die verschiedene Widerstandsfähigkeit der einzelnen Keimpflanzen gegenüber Narkose zurückzuführen sind, halte ich mich auf Grund meiner Versuche zu dem Schlusse berechtigt, daß geringe Äthermengen fördernd auf die Wachstumsgeschwindigkeit der Wurzeln einwirken. Denn die obige Tabelle zeigt, daß gegenüber dem Wasserdampf eine 0,01 % Ätherwasseratmosphäre stets eine Wachstumsbeschleunigung zur Folge hatte. Bei 0,02—0,5 % Ätherwasser erreichte das normale Wachstum nur in je einem Falle die Größe des in der Ätheratmosphäre erzielten Zuwachses oder es überholte sie etwas. Eine 1 % Lösung rief jedoch bereits zweimal eine geringe Retardation des Wachstums hervor. Demnach kann man diese Versuche für eine Bestätigung der Ergebnisse der oben erwähnten Forscher ansehen.

Über eine etwaige Beschleunigung des Geotropismus finden wir in der Literatur nur bei Burgerstein die Bemerkung: „Parallel mit dem Grade der Wachstumsfähigkeit in der mit anästhesierenden Gasen gemengten Luft ging die Reaktionsfähigkeit auf heliotropische und geotropische Reize". Da diese der Zusammenfassung seiner Resultate entnommen ist, in seiner Arbeit aber weitere Angaben über Versuche dieser Art fehlen, so bezieht sich obige Mitteilung wohl nur auf die mit der Verzögerung des Wachstums parallel laufende Depression des Geotropismus und nicht etwa auch auf eine Beschleunigung des letzteren.

Aus meinen diesbezüglichen Versuchen konnte ich keinen sicheren Schluß auf ein durch geringe Ätherisierung hervorgerufenes früheres Einsetzen der geotropischen Krümmung, sowie auf ein beschleunigtes Wachsen der gekrümmten Wurzelspitzen ziehen; denn es machte sich hier ganz besonders die individuelle Verschiedenheit der Keimlinge bemerkbar. Zum Beispiel hatten sich von vier Keimlingen, welche sich in dem gleichen Zylinder bei 0,1% Ätherwasser befanden, nach $3^1/_2$ Stunden beim ersten 0,5, beim zweiten und dritten 1,5 bezw. 1,0 mm, beim letzten aber bereits 5,0 mm der Wurzelspitze abwärts gekrümmt. Der während derselben Zeit erlangte Zuwachs schwankte nur zwischen 2,0 und 3,5 mm. Der Mißerfolg ist zum Teil auch dem Umstande zuzuschreiben, daß die Krümmung häufig nicht scharf markiert war, sondern sich in einem flachen Bogen äußerte, in welchen Fällen natürlich eine genaue Messung der abwärts gekrümmten Strecke nicht stattfinden konnte. Immerhin halte ich eine Beschleunigung der geotropischen Krümmung durch schwache Ätherisierung für sehr wahrscheinlich.

Es mögen nun noch einige Versuche mit Chloralhydratlösungen Erwähnung finden, die teils ein anderes Gebiet betreffen, teils wegen ihrer gänzlich verschiedenen Versuchsanordnungen mit den bisher angeführten Ergebnissen nicht vergleichbar sind.

Der erste Teil erstreckt sich auf die Beeinflussung der Samenkeimung. Zu diesem Zwecke kamen die Samen von *Lupinus albus* für 24 Stunden zwecks Aufquellens in Wasser bezw. 1, 2 oder 5% Chloralhydratlösung und wurden darauf in feucht gehaltenes Sägemehl gepflanzt. Während die im Wasser gequollenen Keimlinge eine Länge von 2,5—3,0 cm erreichten, hatten in der gleichen Zeit die aus dem 1% Chloralhydrat nur eine Wurzellänge von 0,5 cm erlangt. 2—5% Lösung hatte bereits die Keimkraft der Samen vernichtet.

Zweitens wurde der Einfluß des Chloralhydrats auf den Geotropismus untersucht. Die 3—4 cm langen Keimlinge kamen in vertikaler Lage in die betreffende Flüssigkeit, welche bis an die Kotyledonen stand. Nach ein oder zwei Stunden wurden sie dann, horizontal befestigt, in eine feuchte Kammer gebracht. Hatten die Keimlinge eine Stunde in 0,3—0,5% Chloralhydratlösung verweilt, so trat die geotropische Abwärtskrümmung der Wurzelspitzen innerhalb 24 Stunden ein, bei 0,6% erst nach 30 Stunden.

Eine weitere Erhöhung des Chloralhydratgehaltes auf 0,75% verursachte eine noch längere Hinausschiebung der geotropischen Krümmung. Nach 40 Stunden hatte sich von sechs Wurzeln erst eine gekrümmt; innerhalb $4^1/_2$ Tagen folgten dann noch drei nach, während die übrigen zwei abstarben.

1% Chloralhydratlösung wirkt bereits tödlich auf Lupinenkeimlinge ein. Derselbe Erfolg wurde mit 0,5% erzielt, wenn sich die Keimlinge hierin zwei Stunden lang befanden.

Bei 0,25 und 0,1%, zwei Stunden lang wirkend, wurde erst nach sieben bezw. sechs Stunden die Krümmung vollzogen. Bei 0,02% Lösung trat selbige jedoch bereits innerhalb fünf Stunden ein.

Durch eine vorübergehende Chloralisierung konnte also die geotropische Reaktion für kürzere oder längere Zeit aufgehoben werden, falls nicht die verwendete Dosis den Tod der Pflanzen herbeiführte.

II. Über die von Czapek gefundenen Stoffwechselvorgänge in geotropisch gereizten und ungereizten Wurzeln.

Überblicken wir die historische Entwicklung der Lehre vom Geotropismus von Dodart, der als erster nach der Ursache der geotropischen Krümmung forschte, bis zur Gegenwart, so finden wir, wenn wir von G. Kraus' Versuchen absehen, welche auf der Unterseite horizontal gelegter Sprosse eine Abnahme des Säuregehaltes und eine Zunahme des Zuckergehaltes ergaben, die später gleichfalls in eine Abnahme umschlug, daß im Gegensatz zu allen früheren Untersuchungen erst ganz neuerdings chemische Vorgänge im Pflanzenkörper zur Lösung dieses Problems herangezogen werden. Dies zeigt ein kurzer Rückblick. Anfänglich hatten Forscher wie Astrue, de la Hire und Du Hamel die innere Beschaffenheit der Pflanzen für die Ursache der geotropischen Krümmungen gehalten, bis es Knight gelang, durch das Experiment den Beweis zu liefern, daß allein die Schwerkraft die Aufwärtskrümmung des Sprosses und die Abwärtskrümmung der Wurzel hervorrufe. Eine weitere Förderung der Anschauungen über den Geotropismus veranlaßten die Kontroverse zwischen Hofmeister und Frank, an welchen sich Müller, Speschneff und Cisielski beteiligten. Auf eine ganz neue Bahn wies Sachs die Forscher dadurch, daß er erkannte, daß der Schwerkraft nur die Wirkung eines Reizes zukäme. Dem äußeren Reiz stellte er die spezifische Empfindlichkeit der Pflanzenteile gegenüber. Jetzt galt es, das Perzeptionsorgan für diesen Reiz ausfindig zu machen. Cisielski und Darwin schrieben auf Grund ihrer Dekapitierungsversuche der Wurzelspitze die Fähigkeit der Reizaufnahme zu. Dieser Hypothese wurde jedoch von Sachs, Detlefsen und Wiesner widersprochen. Auch die von Czapek verwendete neue Methode, welche die Einwände obiger Forscher umging, entschied diese

Frage nicht endgültig, da es bei gleicher Versuchsanordnung weder Wachtel, noch Richter, noch Cholodnyj gelang, gleiche Resultate wie Czapek zu erzielen. Zu erwähnen sind hier noch die von Noll, Nemec und Haberlandt aufgestellten Statolithentheorien, für deren Richtigkeit gleichfalls ein einwandfreier Beweis noch nicht erbracht worden ist. Im Gegensatz zu den bisher erwähnten Untersuchungen wandte Czapek sich dazu, die chemischen Zersetzungserscheinungen in der gereizten und ungereizten Wurzel zu erforschen. Bei diesen Studien war es ihm vorbehalten, zum ersten Male gewisse s. E. unverkennbare Differenzen zu finden, welche geotropisch gereizte und ungereizte Wurzelspitzen von Keimlingen gegenüber einer Reihe von Reagentien zeigen. Bisher war es nur möglich gewesen, die Aufnahme eines geotropischen Reizes durch die Pflanze daran zu erkennen, daß dieselbe nach einiger Zeit eine deutliche geotropische Krümmung ausführte. Hierbei sehen wir von den bereits erwähnten Untersuchungen G. Kraus', sowie von einer vielleicht an einer Umlagerung der Statolithen erkennbaren Reizaufnahme ab. Die genannten Unterschiede chemischer Natur sollen jedoch nach Czapek bereits lange vor dem Eintreten der Krümmung nachweisbar sein.

Czapeks Beobachtung besteht darin (9. p. 362—363), „daß die Wurzelspitzenlängsschnitte aus gereizten Objekten nach Kochen mit ammoniakalischer Silbernitratlösung und Zerdrücken auf dem Objektträger ihre Zellen dunkler braun gefärbt zeigten, als bei Präparaten aus ungereizten Spitzen; daß ein mit Na OH alkalisch gemachter Zellbrei aus gereizten Spitzen beim Stehen der Probe sich immer stärker rötlich-braun färbt, als ein gleich behandelter Zellbrei aus ungereizten Wurzelspitzen; daß endlich Guajaktinktur oder eine reduzierte Indigkarminlösung oder eine sodaalkalische Mischung von α-Naphthol und Paraphenylendiamin die Längsschnitte unverkennbar schwächer bläuten resp. violett färbten, wenn die Schnitte gereizten Wurzeln entstammten, als wenn sie aus ungereizten Wurzeln angefertigt waren“. Es geht also mit der geotropischen Induktion eine Beeinflussung der chemischen Zersetzungserscheinungen parallel, die sich durch eine Herabsetzung der Oxydationswirkung des Wurzelspitzengewebes auf leicht oxydierbare Reagentien und durch eine Zunahme der Silbernitratreduktion zu erkennen gibt.

Auf Grund späterer Versuche gelangen Czapek und Bertel zu folgender Erklärung dieser chemischen Prozesse: Im normalen Stoffwechsel entstehen aus den Eiweißstoffen unter anderen hydrolytischen Spaltungsprodukten Tyrosin und Phenylalanin. Beide Aminosäuren werden durch NH_3-Abspaltung und Oxydation zersetzt, wobei im weiteren Verlaufe auch Homogentisinsäure gebildet werden soll, die ihrerseits wieder dem Abbau zerfällt. Dieser Säure wird von den Verfassern der größte Anteil an der normalerweise zu beobachtenden $AgNO_3$-Reduktion der Zellen der Wurzelspitzen zugeschrieben. Die Stärke der Reduktion ist abhängig von der gebildeten Menge Homogentisinsäure. Nach geotropischer Induktion ist nun eine größere Menge der Substanzen, die $AgNO_3$ reduzieren,

anzutreffen, wie Czapeks und Bertels Versuche ergaben. Während diese Stoffe bei ungereizten Wurzeln nur ca. 16 % der Trockensubstanz der Wurzel betragen, so nehmen sie bei den geotropisch gereizten etwa 20 % für sich in Anspruch. Die Ursache dieser Vermehrung nach geotropischer Reizung ist nach Czapek nicht in einer Mehrproduktion an Homogentisinsäure, noch in einer Minderproduktion der Enzyme, welche diese Säure abbauen, zu suchen, sondern in der Neubildung eines Enzymes, welches den obigen Enzymen entgegenwirkt, also als Antienzym oder Antiferment zu bezeichnen ist. Ein gleiches Antiferment wurde auch bei phototropischer und hydrotropischer Reizung gefunden; systematisch nicht verwandte Pflanzen sollen verschiedene Antifermente erzeugen.

Fragen wir nun danach, welche Aufnahme diese von Czapek mitgeteilten Stoffwechselvorgänge in geotropisch gereizten und ungereizten Wurzeln in der Literatur gefunden haben, so ergibt sich, daß mancherlei Kritik an denselben geübt worden ist.

Während Czapek annimmt, daß die von ihm konstatierten Unterschiede allein durch tropistische Reizung hervorgerufen werden können, vermutet Noll, daß dieselben mit der geotropischen Krümmung gar nicht in engerem Zusammenhang stehen, sondern durch eine „allgemeinere Störung des Normalbefindens bei eintretenden anormalen Bedingungen“ hervorgerufen werden. Als Beweis für diese Auffassung führt er an, daß von Czapek gleiche Stoffwechselanomalien in einseitig beleuchteten Fabawurzeln gefunden wurden, trotzdem diese nicht auf heliotropische Reize reagieren. Ein anderer Forscher, der sich nicht unbedingt der Meinung Czapeks anschließen kann, ist Nemec. Er macht auf die normalerweise beträchtliche individuelle Variation in der Menge der „Homogentisinsäure“ aufmerksam. 100 Wurzelspitzen enthalten 5,8—6,6 mg im ungereizten und 6,15—7,4 mg im gereizten Zustande, wie Czapek angibt. Danach hält er es für möglich, daß alle diese Unterschiede, welche Czapek zwischen gereizten und ungereizten Wurzeln beobachtet hat, „noch im Bereiche der individuellen Variabilität liegen“. Die „fortgesetzten Versuche von Czapek“ veranlassen ihn jedoch, für sicher anzunehmen, „daß sich gewisse Unterschiede in Stoffwechselprozessen geotropisch gereizter und ungereizter Wurzeln feststellen lassen“. Ob die erwähnten Veränderungen in der Wurzel aber überhaupt in die Reihe von Vorgängen gehören, welche schließlich zur geotropischen Reaktion führen, ist nach Nemec von Czapek nicht erwiesen, sondern „es ist wohl möglich, daß sie (die Reaktion) mit denselben überhaupt nicht zusammenhängt“. Daß auch andere Forscher die von Czapek entdeckten Erscheinungen nicht für eine direkte Folge der geotropischen Reizung halten, ist daraus ersichtlich, daß z. B. Pfeffer annimmt, daß in denselben wahrscheinlich eine Reaktion vorliegt, „die erst durch die ausgelösten primären sensorischen und duktorischen Prozesse veranlaßt wird“. Wie derselbe Autor ausführt, ist die von Czapek konstatierte gleiche Stärke der Antifermentreaktion in der konvex und konkav werdenden

Hälfte der Wurzel „zwar kein Beweis gegen den Zusammenhang mit der tropistischen Reizung, es läßt dieses aber vermuten, daß die inaequale Wachstumsbetätigung der antagonistischen Gewebe zunächst von anderen Vorgängen abhängt“. In gleicher Weise hält auch Jost den Zusammenhang zwischen den Stoffwechselveränderungen und dem Geotropismus für nicht geklärt. Nach ihm können sie vorläufig weder mit der Perzeption, noch mit der Reaktion in Verbindung gebracht werden.

Aber auch die chemische Charakterisierung der Substanzen der Zersetzungserscheinungen, welche sich nach Czapek in der Wurzel abspielen sollen, fiel der Kritik anheim und wurde von E. Schulze und Castoro einer Nachprüfung unterzogen. Bertel hatte behauptet, daß in den Keimlingen von *Lupinus albus* beim Abbau des Tyrosin Homogentisinsäure entstehe. Außerdem hatte Czapek die Homogentisinsäure für den Hauptbestandteil der die $Ag\,NO_3$-Reduktion hervorrufenden Substanzen des Wurzelspitzengewebes gehalten. Wie nun neuerdings exakte Untersuchungen von E. Schulze und Castoro ergeben haben, ist diese Säure in den Keimlingen nicht nachweisbar. Nach Ansicht der Verfasser haben Czapek und Bertel einen zu großen Wert auf die durch den Saft der Keimpflanzen bewirkte Reduktion von ammoniakalischer Silbernitratlösung gelegt. Selbige wird nämlich auch durch eine große Anzahl anderer im Organismus enthaltener Substanzen hervorgerufen. Desgleichen weist Raciborski darauf hin, daß die Homogentisinsäure nicht zu den in der Wurzel vorkommenden Stoffen gehören kann, welche die Silbernitratreduktion bewirken. Denn wäre sie vorhanden, dann müßte die Abscheidung des Silbers bereits in der Kälte eintreten; während nach dem Aufkochen noch eine Reihe anderer Substanzen, wie Gerbstoffe, Hexosen und Polysakcharide, ammoniakalische Silbernitratlösung reduzieren. Auch die Annahme Gonnermanns, daß die Dunkelfärbung des Rübensaftes auf der Bildung von Homogentisinsäure beruhe, durch welche sich Bertel veranlaßt sah, auch in den Keimpflanzen nach dem Vorkommen dieser Säure zu forschen, ist nach Raciborski nicht richtig, da Homogentisinsäure nur in alkalischer Lösung eine braune bis braunschwarze Färbung liefert, während der Rübensaft sauer reagiert. Schließlich sei auch noch erwähnt, daß E. Schulze und Castoro das Tyrosin stets nur aus den Kotyledonen, niemals aber aus dem hypokotylen Glied und der Wurzel der Keimpflanzen isolieren konnten, wo Bertel es gefunden hatte.

Auf alle diese Einwände kommt Czapek in seiner neuesten Arbeit (9) zu sprechen. Den von Noll erhobenen, oben erwähnten Einspruch sucht er durch eine Reihe von Versuchen zu widerlegen, auf Grund deren er zu dem Ergebnis geführt wurde, daß weder die Wirkung von Chloroform, Antipyrin, Säuren und Alkalien, noch Sauerstoffbeschränkung, noch mechanische Wachstumshemmung oder traumatische Einflüsse die Antifermentreaktion bewirken, sondern diese allein durch tropistische Reizung hervorgerufen werden könne. Was sodann die Beziehung der Antifermentreaktion zu den einzelnen Teilen der tropistischen Reizvorgänge anbetrifft, vertritt auch er

die Meinung, daß dieselbe noch keineswegs geklärt ist. Schließlich kommt er auch auf die Arbeit von E. Schulze und Castoro zu sprechen, denen der Nachweis der Homogentisinsäure in Keimlingen nicht gelungen war. Hierbei macht er darauf aufmerksam, daß ein genauer analytischer Nachweis der Homogentisinsäure auch von ihm bisher noch nicht geführt worden ist; trotzdem hält er es für wahrscheinlich, daß unter den in der Wurzel entstehenden reduzierenden Stoffen auch Homogentisinsäure vorliege. Wie er ausdrücklich bemerkt, wird die Antifermentreaktion durch diese Kontroverse nicht berührt.

Bevor ich mich nun meinen Versuchen zuwende, möchte ich es nicht unterlassen, etwas näher auf die von Czapek gegebene Erklärung der stärkeren Reduktion der ammoniakalischen Silbernitratlösung durch gereizte Wurzeln einzugehen. Hierbei werden von ihm drei Ursachen erwogen, welche die Wirkung hervorrufen können:

1. eine Mehrproduktion von Homogentisinsäure,
2. eine Minderproduktion der Enzyme, die diese Säure abbauen, und
3. eine Neubildung eines Fermentes, welches obige Enzyme in ihrer Tätigkeit hemmt.

Die ersterwähnte Ursache wird von Czapek auf Grund einiger Versuche verworfen, bei denen in einem Brei aus gereizten Wurzelspitzen der Abbau der Homogentisinsäure sich langsamer vollzieht als bei einem Brei aus ungereizten. Aber auch die Annahme einer Minderproduktion der abbauenden Enzyme in gereizten Wurzeln soll nach Czapek für eine vollständige Erklärung aller seiner Versuche nicht genügen. Als Beweis hierfür führt er folgendes an: Wird in gereizten Wurzeln eine geringere Menge an zersetzenden Enzymen gebildet als sonst, so muß es gelingen, durch Zusatz verschiedener Mengen gereizter Wurzelspitzen zu ungereiztem Wurzelbrei den Rückgang der Homogentisinsäure in verschiedenem Grade zu verzögern. Bei Verwendung von 50 gereizten und 50 ungereizten Wurzeln müßte das Tempo im Rückgange der Ag reduzierenden Substanzen die Mitte einnehmen zwischen dem bei 100 ungereizten und dem bei 100 gereizten Wurzeln erzielten Resultate. Nach Czapeks Versuchen ist dieses aber nicht der Fall; denn 100 gereizte Wurzeln rufen dieselbe Verzögerung hervor wie nur 10 gereizte. Daraufhin entschied sich Czapek zu Gunsten der Annahme einer Neubildung eines Antifermentes. Meines Erachtens kann obiger Beweis mit gleichem Recht gegen das Antiferment angeführt werden. Denn in jeder einzelnen gereizten Wurzel wird sich der Hemmungsstoff bilden; eine größere Anzahl Wurzeln werden also auch eine größere Menge dieses Stoffes ergeben. Selbst wenn man nun mit Czapek bereits geringen Mengen des Antifermentes eine bedeutende Oxydationshemmung zuschreibt, muß sich dennoch ein Unterschied in der Verzögerung des

Homogentisinsäureabbaues bei Verwendung verschiedener Mengen des Hemmungsstoffes beobachten lassen. Hinfällig wird natürlich dieser Einwand, sobald Czapek annimmt, daß der Abbau nur bis zu einem gewissen Grade verzögert werden kann oder die Wirkung des Antifermentes von der gebildeten Menge unabhängig sei. Mit welchem Rechte eine solche Annahme bei dem Antiferment gestattet sein, beim Ferment aber verworfen werden soll, ist mir nicht erklärlich. Als weitere Stützen für das Vorhandensein eines Antifermentes in gereizten Wurzeln führt Czapek folgende Beobachtungen an: Die oxydationshemmende Wirkung des Wurzelbreies kann durch Auswaschen mit Wasser oder durch kurz dauerndes Erhitzen vernichtet werden. Zweitens gelang es ihm, analog dem Verhalten von Toxinen und Antitoxinen, durch einstündiges Erwärmen des Wurzelbreies auf 62° C das Antiferment zu zerstören, während die Wirkung der abbauenden Enzyme hierdurch nicht beeinträchtigt wurde. Endlich konnte von ihm auch noch eine „strenge Spezifität der Antioxydase einer bestimmten Pflanzenart“ konstatiert werden. Bei den Versuchen, die den Beweis für die Richtigkeit dieser Angabe liefern sollen, ist mir eine Anzahl von Ergebnissen aufgefallen, welche m. E. den theoretischen Erwägungen nicht entsprechen. Es sei hier nur auf Versuch 7 (9. p. 396) etwas genauer eingegangen. In Probe 5 fanden 50 gereizte Lupinenwurzeln und 50 ungereizte Maiswurzeln Verwendung. Diese ergaben zusammen am ersten Tage einen Titer von 2,1 ccm 0,1 normal $AgNO_3$. Ohne einen Fehler zu begehen, darf man wohl annehmen, daß sich dieser Titer zu gleichen Teilen auf den Brei aus den Lupinenwurzeln und auf den der Maiswurzeln verteilte. also jeder Brei für sich einen Silbertiter von 1,05 ccm aufwies, Da nun nach Czapek das Lupinenantienzym auf den Brei aus Maiswurzeln unwirksam ist, so haben wir in dem Glaskolben zwei sich gegenseitig nicht beeinflussende Lösungen. Nach 20 Tagen müßte danach der Silbertiter des Maisbreies von 1,05 auf 0,25 ccm gefallen sein (wie aus Probe 3 zu entnehmen ist, bei der der Titer von 100 ungereizten Maiswurzeln in 20 Tagen von 2,1 auf 0,5 ccm sank), der Titer des Lupinenbreies jedoch nur auf 0,5 ccm, weil hier das Lupinenantienzym in der Oxydation des Breies aus der gleichen Pflanzenart eine Verzögerung hervorrufen kann. Infolgedessen müßte der Silbertiter in Probe 5 die Höhe von 0,75 ccm (0,25 + 0,50) erreichen und nicht bereits auf 0,6 ccm zurückgegangen sein, wie es Czapeks Versuch ergab. Ein Gleiches gilt für Probe 4. Ähnliche Erwägungen führen dazu, bei Versuch 9 in Probe 3 und 4 nach 20 Tagen statt eines Silbertiters von 0,2 ccm einen solchen von 0,45 ccm (0,1 + 0,35) und bei Versuch 10 (l. c. p. 397) in Probe 1 und 2 statt 0,7 ccm 0,95 ccm (0,65 + 0,3) zu erwarten. Auffällig erscheint mir außerdem, daß trotz der spezifischen Verschiedenheit der Antienzyme von *Zea Mays* und *Lupinus albus* ersteres genau dieselbe Verzögerung des Homogentisinsäureabbaues hervorruft wie das letztere.

Bei dem großen Interesse, welches die von Czapek entdeckten Stoffwechselvorgänge verdienen, ist es auffallend, daß Czapeks

Versuche scheinbar bisher von anderen Forschern zwar einer Kritik, jedoch noch keiner Nachprüfung unterzogen worden sind. Ich hatte es unternommen, dieselben zu wiederholen, um sie später auf andere Objekte auszudehnen und um dabei vielleicht Pflanzenarten zu finden, welche die Reaktionen besonders deutlich erkennen lassen. Die Versuche führte ich genau nach den von Czapek gemachten Angaben aus. Ich kann hier gleich vorausschicken, daß diese Angaben bisweilen ziemlich lückenhaft sind, besonders was die Konzentration der von ihm verwendeten Lösungen anbetrifft, wodurch natürlich eine Wiederholung der Versuche erschwert wurde. Bei sämtlichen Untersuchungen wurden die von mir benutzten Keimlinge bei Zimmertemperatur (ca. 17° C) in mit feuchtem Sägemehl gefüllten Kisten gezogen, bis sie eine Länge von 3—5 cm erreicht hatten. Durch einfaches Umlegen der einen Kiste wurden die hierin enthaltenen Keimpflanzen geotropisch gereizt. Bisweilen erlangte ich, wie auch Czapek, dasselbe dadurch, daß die Keimlinge in horizontaler Lage zwischen zwei Bogen feucht gehaltenen Filtrierpapiers kamen. Als Material verwendete ich hauptsächlich Samen von *Lupinus albus*, daneben aber auch solche von *Phaseolus multiflorus, Cucurbita Pepo* und *Zea Mays*. Die Samen waren zum Teil aus Halberstadt, zum Teil von Haage und Schmidt, Erfurt, bezogen. Nach genügend langer Reizung wurden teils durch zwei gleich lange und gleich entwickelte Wurzeln Längsschnitte ausgeführt und die Schnitte sodann in das betreffende Reagenz gebracht, teils wurden die ganzen Wurzeln mit dem Reagenz behandelt.

An erster Stelle mögen die Versuche mit ammoniakalischer $AgNO_3$-Lösung Erwähnung finden. Werden die ganzen Wurzelspitzen oder nur Schnitte in dieser Lösung gekocht, so sollen die geotropisch gereizten stets eine deutlich verstärkte Reduktion gegenüber den ungereizten zeigen. Wie lange das Kochen fortzusetzen ist, wird von Czapek nicht angegeben, trotzdem ein längeres Kochen eine stärkere Reduktion bewirkt, wie meine Versuche ergaben. Infolgedessen wurden von mir die Wurzeln bald nur einmaligem Aufkochen, bald bis zu einer Minute langem Kochen ausgesetzt. An Silbernitrat wurden von mir n, 0,2 n, 0,1 n und 0,01 n Lösungen verwendet. Die beiden Wurzelspitzen (gereizte und ungereizte) möglichst denselben Bedingungen auszusetzen, wurde auf verschiedene Weise erreicht. Bei meinen ersten Versuchen kamen die Spitzen in dasselbe Reagenzröhrchen. Ein Verwechseln derselben wurde dadurch vermieden, daß bald die gereizte, bald die ungereizte eine etwas größere Länge erhielt. Da diese Methode wegen der verschiedenen Wurzellängen vielleicht nicht ganz einwandfrei war, wurde sie bald verworfen. Bei den weiteren Versuchen wurde entweder die eine Wurzelspitze mit einem Platindraht versehen, oder die beiden Spitzen kamen in zwei verschiedene Reagenzgläser mit gleichen Volumina Silbernitratlösung. Beide Gefäße wurden dann gleichzeitig über einer Flamme erwärmt. Diese Versuche wurden gut hundertmal ausgeführt, ergaben aber keine konstant stärkere Dunkelfärbung der gereizten Wurzelspitzen.

Wohl wurden bisweilen Resultate ganz im Sinne Czapeks gefunden; diesen steht aber eine Anzahl von Fällen gegenüber, in welchen die gereizten Wurzelspitzen zweifelsohne eine hellere Färbung zeigten, während durchschnittlich gereizte und ungereizte eine gleiche Farbe ergaben. Der Erfolg blieb auch der gleiche, wenn nach Czapeks Vorschrift die Wurzelspitzen zwischen zwei Objektträgern zerdrückt und dann die Wurzelspitzenmassen, gegen das Licht gehalten, miteinander verglichen wurden. Der Vollständigkeit halber will ich noch erwähnen, daß in einigen wenigen Fällen die gereizten Wurzeln beim Zerquetschen einen wärmeren rötlichen Ton gegenüber den ungereizten Wurzeln zeigten, also nicht ein quantitativer, sondern ein qualitativer Unterschied vorhanden war.

Hierauf wandte ich mich den Versuchen mit Guajaktinktur zu. Dieselbe war 10 % und mit absolutem Alkohol bereitet. Da nach Czapek mehrere Monate altes Reagenz die Reaktion am besten liefert, so wurde neben frisch bereitetem auch 3—4 Monate altes verwendet. Hierbei sollen sich die Längsschnitte ungereizter Wurzeln durch kräftigere Blaufärbung vor den gereizten auszeichnen. Die Schnitte wurden rasch in Uhrschälchen gebracht, welche die Tinktur enthielten, worauf sie eine blaue Farbe annahmen. Läßt man dieselben hierin fünf Minuten liegen, so soll der Unterschied bemerkbar sein. Bei meinen Versuchen hatten nach fünf Minuten, sowie nach längerer Zeit bald die geotropisch gereizten, bald die ungereizten Wurzeln eine stärkere Blaufärbung angenommen, bald war kein Unterschied bemerkbar.

Das dritte von Czapek verwendete Reagenz ist eine Lösung von Indigweiß. Zur Anstellung dieser Versuche wurde eine wässerige Lösung von Indigkarmin durch Zinkstaub und Salzsäure reduziert; anfänglich wurde etwas erwärmt. Das Reagenz soll brauchbar sein, „wenn die farblose Lösung nach ganz kurzem Schütteln an der Luft eine bleibende tiefblaue Farbe erhält und einen Niederschlag von Indigokryställchen absetzt“ (5. p. 209). Da Czapek nicht eine bestimmt prozentige Indigkarminlösung angibt, sondern nur die von derselben verlangte Wirkungsweise, so wurden von mir verschieden starke Lösungen verwendet. Wurde eine tiefdunkelblaue Lösung reduziert, also eine solche, die verhältnismäßig viel Indigkarmin gelöst enthielt, so konnte nur eine schmutzig gelbbraune Farbe erzielt werden. War die Lösung hingegen weniger reich an Indigkarmin, so wurde sie beim Reduzieren klar. Nach kurzem Schütteln nahmen alle eine blaue Farbe an; eine Bildung von Indigokryställchen konnte jedoch nicht beobachtet werden. Zu meinen Versuchen verwendete ich sowohl die farblosen, als auch die nicht ganz entfärbten Lösungen. Das Resultat war aber stets gleich. Auch mit diesem Reagenz konnte eine ständige Dunklerfärbung der ungereizten Schnitte gegenüber den gereizten nicht erzielt werden.

An vierter Stelle wird von Czapek eine Reaktion mit einer alkalischen Lösung von α-Naphthol und Paraphenylendiamin an-

geführt, durch welche die gereizten Wurzelspitzen nicht so intensiv rotviolett als ungereizte gefärbt werden. Die Differenz ist dadurch deutlicher zu machen, daß die Wurzelspitzen (eine oder zwei) in 0,5 ccm physiologischer Kochsalzlösung zerquetscht werden, und dann mit diesem frisch bereiteten Zellbrei die Reaktion durch Zusatz gleicher Volumina des Reagenzes herbeigeführt wird. Den hierbei gebildeten Farbstoff kann man darauf mit Chloroform ausschütteln, wodurch die Probe besonders instruktiv werden soll. Bei der Czapekschen Beschreibung dieses Versuches vermißt man leider eine genaue Angabe, wie starke Lösungen von α-Naphthol und Paraphenylendiamin verwendet wurden. Da α-Naphthol in Wasser sehr schwer löslich ist, so stellte ich mir von dieser Substanz konzentrierte Lösungen her und fügte zu den einzelnen verschiedene Quantitäten Paraphenylendiamin. Von der Sodalösung wurde nur so viel benutzt, wie zum Alkalisieren der etwas sauren Lösung nötig war. Die Mischungen mußten fast vor jedem Versuch frisch bereitet werden, da dieselben bei kurzem Stehen an der Luft eine rötliche Färbung annahmen. Die Schnitte färbten sich rotviolett, ungereizte und gereizte in gleicher Weise. Auch ein mit physiologischer Kochsalzlösung hergestellter und mit dem Reagenz versetzter Wurzelbrei ergab, selbst wenn statt einer oder zwei bis zehn Wurzeln verwendet wurden, kein Resultat im Sinne Czapeks. Durch Ausschütteln mit Chloroform trat die Färbung zwar deutlicher hervor, aber ein durchgreifender Unterschied zwischen gereiztem und ungereiztem Wurzelbrei war auch hierdurch nicht zu erzielen. Um den Zellbrei möglichst konzentriert zu lassen, wurde noch mit geringen Mengen starker Reagentien gearbeitet; das Ergebnis war gleichfalls negativ.

Als letztes Reagenz benutzte Czapek „einige Tropfen Natronlauge“, welche er dem „mittelst physiologischer Kochsalzlösung bereiteten dünnen Zellbrei zerquetschter, gereizter und ungereizter Wurzelspitzen“ zufügte. Läßt man „diese Proben einige Stunden lang stehen, so beobachtet man stets an denjenigen, welche aus gereizten Spitzen entstammen, eine stärkere rötlichbraune Färbung als an den übrigen“. Dieser Versuch, wie die drei vorigen, gegen zwölf- bis fünfzehnmal ausgeführt, ergab selbst dann kein Resultat, wie Czapek es gefunden hatte, wenn zur Vergrößerung des vermeintlichen Unterschiedes dreißig gereizte und dreißig gleichgroße und gleich entwickelte ungereizte Wurzelspitzen verwendet wurden.

Bei allen bisherigen Versuchen kamen größtenteils nur je eine oder wenigstens nur wenige geotropisch gereizte und ungereizte Wurzeln zur Verwendung. Der hierbei erzielte Mißerfolg in der Konstatierung der von Czapek angegebenen Erfolge konnte vielleicht durch Anwendung einer größeren Anzahl von Wurzelspitzen behoben werden. Für die Ausführung dieser Versuche benutzte ich die von Czapek beschriebene Methode zur quantitativen Bestimmung der „Homogentisinsäure“ (9. p. 372—373). Von fünfzig ungereizten Wurzeln von *Lupinus albus* wurden 2 mm der Spitzen abgeschnitten, gewogen (0,03 g), mit Glasstaub und Wasser zu einem Zellbrei zerrieben, filtriert und mit Wasser zu 20 ccm auf-

gefüllt. Sodann wurde eine gleiche Anzahl vierzig Minuten lang geotropisch gereizter Wurzeln genau ebenso behandelt. Ihr Gewicht betrug 0,04 g. Wie hier, so konnte auch bei allen anderen Versuchen dieser Art eine Differenz in dem Gewicht der gereizten und ungereizten Wurzeln nicht vermieden werden, trotzdem die verwendeten Spitzen möglichst gleich entwickelt waren und unter Benutzung eines Maßstabes in gleicher Länge abgeschnitten wurden. Durch diese Gewichtsdifferenz können natürlich im weiteren Verlaufe des Versuches eventuell auftretende Unterschiede bedingt worden sein. An dem soeben angeführten Beispiele betrug die Gewichtsdifferenz 0,01 g. Eine Feststellung des Gewichtes der verwendeten Wurzeln finden wir bei Czapek nicht. Von beiden Flüssigkeiten wurden nun je 10 ccm in ein Kölbchen abpipettiert, 10 ccm NH_3 und 1,0 ccm $\frac{n}{10}$ $Ag NO_3$ hinzugefügt, und die Proben dann bis zum Aufkochen erhitzt. Einmaliges Aufkochen soll genügen, um sämtliche oxydable Substanzen zu oxydieren, vorausgesetzt, daß genügend $Ag NO_3$ in der Lösung vorhanden ist. Wie meine Untersuchungen ergaben, ist diese Annahme nicht richtig; durch längeres Kochen konnte eine größere Silberabscheidung und dadurch eine stärkere Dunkelfärbung der Lösung erzielt werden. Der soeben beschriebene Versuch wurde mehrere Male wiederholt. Eine stete dunklere Färbung wies die den gereizten Wurzeln entnommene Probe nicht auf. Also war auch hier der Erfolg negativ.

Schließlich unternahm ich es noch, den für die Antifermentreaktion grundlegenden Versuch nachzumachen. Selbige besteht darin, daß sich in einem aus geotropisch gereizten Wurzelspitzen bereiteten Brei der Rückgang der reduzierenden Substanzen langsamer vollzieht, als bei ungereizten Wurzeln. Zur Herstellung des zu diesem Versuche nötigen Alkoholextraktes aus chloroformierten Lupinenwurzeln verfuhr ich nach Czapeks Angaben (9. p. 370) folgendermaßen:

Von 300 Keimlingen wurden die 3—5 cm langen Wurzeln in einem nach Zusatz von Chloroform fest verschlossenen Gefäß für 8 Tage in einen Brutschrank gestellt. Nach Ablauf dieser Zeit wurden die Wurzeln, deren Spitzen eine bräunliche Farbe zeigten, im Mörser zerquetscht und mittelst Glaspulver gut zerrieben. Der Brei wurde mit 80 ccm 96 % Alkohol 15 Minuten lang gekocht, der alkoholische Extrakt eingeengt, und nach Verdünnung mit 50 ccm Wasser der Alkohol verjagt. Sodann wurde die wässerige Lösung filtriert. Das Filtrat soll die Gesamtmenge der $Ag NO_3$ reduzierenden Substanzen enthalten. Die Lösung zeigte eine gelblichweiße Farbe und dunkelte beim Stehen an der Luft etwas nach. Die Reaktion war sauer. Hierauf kamen 200 Keimlinge von *Lupinus albus* zur Untersuchung (9. p. 382—383). 100 wurden 35 Minuten lang zwischen zwei Lagen feuchten Filtrierpapiers geotropisch gereizt. Die anderen blieben ungereizt. „2 mm der Spitze wurden rasch abgeschnitten (siehe Anmerkung),

Anm.: Falls die Wurzelspitzen eine möglichst gleiche Länge von 2 mm aufweisen sollten, gebrauchte ich stets 5—6 Minuten dazu, von 100 Wurzeln

darauf im Mörser mit Glasstaub und 10 ccm Wasser fein zerrieben, der entstandene dünnflüssige Brei in ein 200 ccm fassendes Erlenmeyerkölbchen quantitativ hinübergespült." Nun wurden 10 ccm des oben erwähnten Alkoholextraktes hinzugefügt, welche $8{,}4 \frac{n}{10}$ Ag NO_3 reduzierten. Nach der Reizung wurde mit den 100 gereizten Wurzeln ebenso verfahren. Dann wurden zu beiden Kölbchen 5 ccm Chloroform hinzugesetzt. Hatten sich die anfangs in der Lösung schwebenden Teilchen zu Boden gesetzt, so wurden je 5 ccm abpipettiert und der „Homogentisinsäuregehalt" bestimmt. War die Titrierung beendet, so kamen die Kölbchen offen in den Brutschrank, wo sie täglich einige Male umgeschüttelt wurden. Die Titrierung wurde nach der von Czapek mit einigen Modifikationen versehenen Methode Baumanns ausgeführt. Zu der zu untersuchenden Lösung wurden 10 ccm NH_3- und aus der Bürette etwas $\frac{n}{10}$ Ag NO_3 zugesetzt, die Probe dann „bis zum Aufkochen erhitzt", wobei je nach der Menge des abgeschiedenen Ag eine Braun- oder Schwarzfärbung eintrat. Trotzdem, wie bereits erwähnt wurde, die Dauer des Kochens nicht ohne Einfluß auf die Reduktion ist, wurde hier genau nach Czapeks Angabe nur einmaliges Aufkochen angewendet. Nach 5 Minuten langem Stehen und Abkühlen der Lösung wurden fünf Tropfen einer 7,5% $CaCl_2$-Lösung und zehn Tropfen einer 10% $(NH_4)_2CO_3$-Lösung zugefügt, umgeschüttelt und filtriert. Zum Filtrat, welches nach Czapek klar und farblos sein sollte, bei meinen Versuchen aber stets getrübt erschien, wurde wieder, wie oben, NH_3 und Ag NO_3 hinzugetan. Trat beim Aufkochen noch eine Reduktion ein, so wurde der soeben beschriebene Vorgang wiederholt. Dieses geschah so lange, bis eine Reduktion des Ag NO_3 zu Ag nicht mehr bemerkbar war und durch Hinzufügen von HCl bis zur sauren Reaktion eine weiße Trübung einen Silberüberschuß anzeigte. Sodann wurden neuerdings 5 ccm der zu titrierenden Lösung abgemessen und wie die erste Titrationsprobe behandelt, nur wurde 0,2 ccm Ag NO_3 weniger hinzugefügt. War jetzt kein Überschuß an Ag nachzuweisen, so mußte der richtige Wert zwischen den beiden Ablesungen liegen. Um mit dem oben angeführten Beispiele fortzufahren, fand ich am 14. Dezember 1906 für die Probe aus ungereizten und gereizten Wurzelspitzen einen Titer von 0,8 ccm

die Spitzen abzuschneiden, selbst wenn mir die Wurzeln, bereits von Sägemehlteilchen befreit, zugereicht wurden. Da die von den ungereizten Wurzeln abgeschnittenen Spitzen nach dem Abschneiden natürlich nicht in genau vertikale Lage gebracht wurden, und da nach Czapek bereits 5 Minuten lange Reizung für *Lupinus albus* genügt, um die Antifermentreaktion deutlich zu zeigen, so konnte bei den zuerst abgeschnittenen Wurzelspitzen vielleicht schon geotropische Induktion eingetreten sein, bevor die letzten abgeschnitten und alle hundert dann zu Brei zerrieben worden waren. Hierdurch kann natürlich der Unterschied zwischen den gereizten und ungereizten Wurzeln verwischt werden, um so mehr, weil bereits 10 gereizte und 90 ungereizte Wurzelspitzen eine gleiche Antifermentreaktion geben sollen wie 100 gereizte. Wie Czapek diese Fehlerquelle vermieden hat, finde ich nicht angegeben.

Ag NO_3 auf 5 ccm Lösung. Bis zum 21. 12. sank er in beiden Proben auf 0,5 ccm. Eine Nachprüfung am nächsten Tage ergab denselben Gehalt. Dann blieben beide Kölbchen bis zum 9. 1. 07 bei Zimmertemperatur, also im ganzen 26 Tage stehen. Die darauf vorgenommene Titration zeigte noch den Titer vom 21. 12. 06, auch war derselbe bei den gereizten und ungereizten Wurzelspitzen gleich. Dieser Versuch wurde noch einige Male mit ähnlichen Resultaten wiederholt.

Die Ursache zu ergründen, weshalb ich bei meinen Versuchen nicht ein Resultat erzielte, wie es nach den Czapekschen Angaben zu erwarten war, ist mir nicht gelungen. Jedoch will ich es nicht unterlassen, hier auf einige Punkte aufmerksam zu machen, durch welche meines Erachtens das Mißlingen nicht bedingt worden ist. Die verwendeten Reagentien können kaum einen Einfluß auf das Ausfallen der Reaktionen ausgeübt haben, weil die erwartete Blau-, Violett- oder Schwarzfärbung stets eintrat, wenn auch der gewünschte Unterschied zwischen gereizten und ungereizten Wurzelspitzen nicht zu beobachten war. Neuerdings hat Cholodnyj darauf aufmerksam gemacht, daß die Jahreszeit einen großen Einfluß auf die von ihm ausgeführten Versuche über den Chemotropismus der Wurzeln ausgeübt hat. Resultate, die er im Frühjahr gewann, konnte er im Herbst nicht wieder erzielen. Hierin könnte vielleicht die Ursache des Unterschiedes zwischen Czapeks und meinen Versuchsergebnissen liegen, falls nicht Czapek wie ich die Versuche im Sommer und Winter ausgeführt hätten.

Infolgedessen kann meiner Ansicht nach der Widerspruch zwischen Czapeks und meinen Resultaten nur teils auf den bisweilen ungenauen Versuchsangaben, teils auf der Schwierigkeit und Umständlichkeit der Ausführung der von Czapek angewandten Methode beruhen. Hierbei möchte ich nicht verfehlen, darauf hinzuweisen, daß bereits Fitting in seinem Referat über Czapeks letzte Arbeit auf diesem Gebiet auf die Fehlerquellen des Titrierens im allgemeinen, sowie der von Czapek verwendeten Methode im besonderen aufmerksam macht. Auch ich konnte mich bei der Ausführung meiner Versuche davon überzeugen, welch ziemlich großer Menge kleiner Ungenauigkeiten, teils auf dem mehrfachen Zusetzen gleich großer Volumina einiger Reagentien, teils auf dem häufigen Aufkochen, dessen Dauer keineswegs ohne Belang ist, teils auf dem mehrmaligen Filtrieren beruhend, diese Titrierungen ausgesetzt sind. Wie außerdem Fitting mit Recht bemerkt, muß sich der Abbau der Ag reduzierenden Substanzen in dem Extrakt von je 100 gereizten Wurzeln stets annähernd in gleichem Tempo vollziehen. Ein Gleiches gilt auch für die Extrakte aus ungereizten Wurzeln. Bei einer diesbezüglichen genauen Durchsicht der ersten Abteilung der betreffenden Abhandlung Czapeks fand Fitting dann, daß aus je 100 ungereizten Spitzen nach 15 Tagen durchschnittlich die Hälfte, fünf Tage später zwei Drittel der reduzierenden Substanzen abgebaut waren. Bei dem Extrakte aus gereizten Wurzeln erfolgte der Rückgang in 20 Tagen erst bis

auf zwei Drittel. Aber auch einige „recht beachtenswerte Abweichungen“ vom Durchschnitt konnte er bemerken. So ging im Extrakte von ungereizten Wurzelspitzen die Weiterverarbeitung der reduzierenden Substanzen in vier Fällen viel schneller, in vier anderen langsamer vor sich. Nachdem ich mich von der Richtigkeit dieser Angaben überzeugt hatte, unterzog ich meinerseits auch die zweite Abteilung der Czapekschen Arbeit einer genauen Durchsicht, wobei ich folgende Abweichungen bemerkte, bei denen sich die Zersetzung schneller als durchschnittlich vollzog. In 15 Tagen dreimal von 2,1 zu 0,6—0,7 ccm; in 20 Tagen dreimal 2,1 ..... 0,4—0,5 ccm; in 15 und 20 Tagen einmal 2,1 ..... 0,6 ..... 0,2 und einmal 3,0 .... 2,1 .... 1,3 ccm. Besonders auffällig erschien mir die folgende Abweichung (9. p. 447). Bei Beginn des Versuches betrug der Titer 3,0 ccm $AgNO_3$, nach zehn Tagen 2,1, nach 15 Tagen aber bereits nur 1,1 ccm. Vergleicht man dieses Ergebnis mit dem anderer unter gleichen Bedingungen angestellter Versuche, so sieht man, daß bei letzteren der Titer in 15 Tagen nur auf 1,5—1,7 ccm $AgNO_3$ zurückgegangen ist, also hier zwischen ungereizten Wurzeln ein Unterschied von 0,4—0,6 ccm vorhanden ist, während Czapek zur Unterscheidung von gereizten und ungereizten Wurzelspitzen bereits Differenzen von 0,4 ccm berücksichtigt. Auffallend ist es, daß innerhalb der nächsten Tage der Rückgang der reduzierenden Stoffe in diesem „Ausnahmefall“ derart sich verzögert, daß er nach zehn Tagen bereits fast mit den Vergleichsversuchen übereinstimmt. Es ist jetzt nur noch ein Unterschied von 0,1—0,2 ccm vorhanden. Merkwürdigerweise finden sich derartige Abweichungen nur bei den Versuchen mit ungereizten Wurzeln. Um Irrtümer zu vermeiden, sei noch bemerkt, daß der Rückgang in den gereizten Wurzeln sich aber stets langsamer vollzog als in den ungereizten.

Die von Czapek gefundenen nur geringen Differenzen zwischen gereizten und ungereizten Wurzeln — recht gering dann, wenn man die von ihm verwendete relativ langwierige und an kleinen Ungenauigkeiten reiche Methode zur Bestimmung der Silberwerte in Betracht zieht —, und die Mißerfolge meinerseits bei der Wiederholung der Czapekschen Versuche, würden mich, gleich Nemec, vorläufig zu der Annahme veranlassen, daß die betreffenden Unterschiede auf die individuelle Variabilität der Keimlinge zurückzuführen sind, falls nicht Czapek seine Resultate durch eine beträchtliche Anzahl von ihm angeführter Versuche stützen würde, von denen scheinbar keiner ein unerwartetes negatives Resultat ergeben hatte. Nach alledem bleibt mir die Ursache der Unterschiede in den Ergebnissen Czapeks und meinerseits unerklärlich. Daß hierüber durch Untersuchungen anderer Forscher Klarheit geschaffen wird, kann nur als sehr wünschenswert erachtet werden. Sollte es diesen vielleicht gelingen, die von Czapek entdeckten Unterschiede zu beobachten, so könnte dieses m. E. nur durch eine Änderung oder Verbesserung der Untersuchungsmethoden zu erreichen sein.

Zusammenfassung.

I.

Durch die vorliegende Arbeit sollte die Frage beantwortet werden, ob bei einem bestimmten Gehalt der Luft an Amylalkohol, Äther oder sonstigen Anästhetizis horizontal gelegte Keimlinge noch Wachstum, aber nicht mehr geotropische Krümmung zeigen.

Diese Frage konnte für die Keimwurzeln von *Lupinus albus* in bejahendem Sinne beantwortet werden. Gelangten nämlich 5—10 % Amylalkoholwasser, 4 % Äthylalkohol, 20 % Ätherwasser oder 30—40 % Chloroformwasser zur Verwendung, so trat bei wagerechter Lage der Keimwurzeln keine geotropische Krümmung ein, jedoch war ein schwaches Wachstum zu beobachten, das erst bei 3—6 tägiger Narkose vollständig gehemmt wurde. Am deutlichsten trat dieses Resultat bei den Versuchen mit Amylalkohol (Isobutylkarbinol) hervor. Das Ausbleiben der Krümmung muß durch die Verhinderung der Perzeption des geotropischen Reizes bedingt sein, da die Reaktionsfähigkeit noch nicht erloschen war.

In Verbindung mit diesen Untersuchungen wurden Versuche mit stärkerem und schwächerem Anästhetikumgehalt ausgeführt.

Was die ersteren betrifft, so verursachen 20 % Amylalkoholwasser, 7,5 % Äthylalkohol, 40 % Ätherwasser oder 70 % Chloroformwasser bereits innerhalb 24 Stunden ein Absterben der Keimpflanzen.

Kamen jedoch weniger starke Lösungen als die erstgenannten zur Anwendung, nämlich 3 % Amylalkoholwasser, 3 % Äthylalkohol, 15 % Ätherwasser oder 20 % Chloroformwasser, so wurde entsprechend der Schwächung des Wachstums das Einsetzen der geotropischen Krümmung verzögert, also die Reaktionszeit verlängert.

Hatten noch schwächere Lösungen, nämlich 0,5—0,01 % Ätherwasser Verwendung gefunden, so wurde das Wachstum gegenüber dem in reinem Wasserdampf beschleunigt, wie bereits Townsend, Sandsten und Burgerstein beobachtet hatten. Ob auch das Einsetzen der geotropischen Krümmung durch geringe der Luft zugesetzte Äthermengen beschleunigt wird, konnte nur wahrscheinlich gemacht, jedoch nicht mit wünschenswerter Sicherheit konstatiert werden.

Die Keimkraft der Lupinensamen wurde durch zwei- oder höherprozentige Chloralhydratlösungen vernichtet, während ein geringerer Gehalt nur eine Verzögerung der Keimung gegenüber der in reinem Wasser verursachte.

Vorübergehendes Verweilen von Keimlingen der gleichen Art in Chloralhydratlösungen geringer Konzentration bewirkt eine Verzögerung des Einsetzens der geotropischen Krümmung.

Einstündiger Aufenthalt in 1 % oder zweistündiger in 0,5 % Chloralhydratlösung ließ das Leben der Keimlinge erlöschen.

II.

Czapek hat Angaben gemacht über Unterschiede zwischen den Stoffwechselvorgängen in geotropisch gereizten und ungereizten Wurzeln. Diese sollen bei Einwirkung verschiedener Reagentien auf die ganze Wurzelspitze oder auf Schnitte derselben deutlich zu Tage treten und auf einer Hemmung des Homogentisinsäureabbaues in geotropisch gereizten Wurzeln beruhen. Als Ursache dieser Hemmung wird von Czapek die Bildung eines Antifermentes angenommen, welches den abbauenden Fermenten entgegenwirkt. Ich beabsichtigte diese Untersuchungen auch auf andere, von Czapek nicht verwendete Pflanzen auszudehnen. Bei einer Nachprüfung dieser Versuche mit dem von Czapek verwendeten Material, gelang es mir jedoch nicht, die von Czapek beschriebenen Unterschiede zwischen gereizten und ungereizten Wurzeln zu beobachten. Wohl wurden bisweilen Resultate ganz im Sinne Czapeks gefunden; diesen steht aber eine Anzahl von Fällen gegenüber, in denen ein entgegengesetztes Ergebnis erzielt wurde, während durchschnittlich keine Unterschiede zu bemerken waren. Auch einige von mir ausgeführte quantitative Versuche ließen nicht die nach Czapeks Beschreibung zu erwartenden Unterschiede erkennen. Die Ursache zu ergründen, weshalb meine Versuche ein Resultat ergaben, welches den Czapekschen Untersuchungen widerspricht, muß weiteren Forschungen überlassen bleiben.

Literatur.

I.

1. Burgerstein, A., Über die Wirkung anästhesierender Substanzen auf einige Lebenserscheinungen der Pflanzen. (Verhdl. der k. k. zoolog.-bot. Gesellschaft in Wien. 1906. p. 243 ff.)
2. Correns, C., Über die Abhängigkeit der Reizerscheinungen höherer Pflanzen von der Gegenwart freien Sauerstoffs. (Flora. 1892. p. 134 ff.)
3. Czapek, F., Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegungen. (Jahrb. f. w. Bot. Bd. 32. p. 199.)
4. Nemec, B., Über die Einwirkung des Chloralhydrates auf die Zell- und Kernteilung. (Jahrb. f. w. Bot. Bd. 39. p. 689.)
5. Pfeffer, Pflanzenphysiologie. I. p. 575. 1897.
6. Popovici, A., Der Einfluß der Vegetationsbedingungen auf die Länge der wachsenden Zone. (Bot. Ctrbl. Bd. 81. p. 33—40, 87—97.)
7. Sandsten, E. P., The influence of gases and vapors upon the growth of plants. (Minnesota Bot. Stud. Second Ser. I. p. 53 ff.)
8. Townsend, C. O., The correlation of growth under the influence of injuries. (Ann. of Bot. Vol. 11. p. 509 ff.)

II.

1. Bertel, R., Über Tyrosinabbau in Keimpflanzen. (Ber. D. Bot. Ges. Bd. 20. p. 454 ff.)

2. Cholodnyj, N., Zur Frage über die Verteilung der geotropischen Sensibilität in der Wurzel. (Schriften des Naturf.-Vereins in Kiew. Bd. 20. cit. n. d. Referat v. Rothert. Bot. Ztg. 1907. p. 189 ff.)
3. Czapek, F., Untersuchungen über den Geotropismus. (Jahrb. f. w. Bot. Bd. 29.)
4. — Über einen Befund an geotropisch gereizten Wurzeln. (Ber. D. Bot. Ges. Bd. 15. p. 516 ff.)
5. — Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizerscheinungen. (Jahrb. f. w. Bot. Bd. 32. p. 208 ff.)
6. — Stoffwechselprozesse in der geotropisch gereizten Wurzelspitze und in phototropisch sensiblen Organen. (Ber. D. Bot. Ges. Bd. 20. p. 464 ff.)
7. — Stoffwechselprozesse bei hydrotrop. u. bei phototrop. Reizung. (Ber. D. Bot. Ges. Bd. 21. p. 243 ff.)
8. — The antiferment reaction in trop. movements of plants. (Ann. of Bot. Vol. 19. p. 75 ff.)
9. Czapek u. Bertel, Oxydative Stoffwechselvorgänge bei pflanzl. Reizreaktionen. (Jahrb. f. w. Bot. Bd. 43. p. 361 ff. u. 419 ff.)
10. Czapek, Biochemie der Pflanzen.
11. Fitting, Referat in der Bot. Ztg. Bd. 65. II. p. 185 ff.
12. Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 1904. p. 548. u. 2. Aufl. 1908.
13. Kraus, G., cit. n. Jost, Vorles. über Pflanzenphys. 2. Aufl. 1908. p. 530.
14. Nemec, B., Einiges über den Geotropismus der Wurzeln. (Beihefte z. Bot. Ctrbl. Bd. 17. p. 45.)
15. Noll, F., Referat in der Bot. Ztg. 1903. II. p. 356.
16. Pfeffer, Pflanzenphysiologie. II. p. 609 u. 646. 1904.
17. Raciborski, M., Über die Assimilation der Stickstoffverb. durch Pilze. (Extrait du Bull. de l'Acad. des Sciences de Cracovie. 1906. p. 759/60.)
18. Richter, E., Zur Frage nach der Funktion der Wurzelspitze. [Inaug.-Dissert.] Freiburg 1902.
19. E. Schulze u. Castoro, Über den Tyrosingehalt der Keimpflanzen von *Lupinus alpus.* (Zeitschrift f. physiol. Chemie. Bd. 48. p. 387 ff.)
20. — Bildet sich Homogentisinsäure beim Abbau des Tyrosin in den Keimpflanzen? (Zeitschr. f. physiol. Chemie. Bd. 48. p. 396 ff.)
21. Wachtel M., Zur Frage des Geotropismus der Wurzeln. (Cit. n. d. Referat von Rothert in der Bot. Ztg. 1899. II. p. 227 ff.)

Further Studies on Aeginetia indica.

By

S. Kusano.

With Plate XI and XII.

In my former paper (1903) some accounts were given of the morphology, anatomy, and biology of *Aeginetia indica.* So far as my observations went, this parasite showed no special character in the manner of its development, which can be distinguished from that of *Orobanche* as thoroughly investigated by Koch (1883). When I undertook during the past year a further study of this parasite, particularly as regarded the germination of the seeds and the development of the seedlings, I could show that at an early stage of development *Aeginetia* displayed many peculiarities, some of which are perhaps unique. As the results obtained appear not only interesting in themselves, but also contribute something to the knowledge of phanerogamic parasites, I think it advisable to give them briefly in the present paper.

Very little has yet been published on the early stage of development of the *Orobanchaceae.* In *Lathraea* Heinricher (1894, 1895) made some experiments on the germination of the seeds and the development of the seedlings. According to him, the seeds show no feature during germination and further development that is worthy of special mention. The vegetative organs are very much reduced in form, but the embryo does not differ essentially in structure from that of most autophytic plants, being provided apparently with a pair of cotyledons and a radicle. In germination the radicle first grows into a filamentous root which soon branches into numerous rootlets. The rootlets then produce haustoria where they come in contact with the host-root (Heinricher, 1894, p. 128). Further he ascertained that the seeds require in germination the presence of proper host-root which he believed to exert a chemical stimulus.

Koch (1883) extended our knowledge on *Orobanche,* and succeeded in raising seedlings from the seeds laid on or near a

proper host-root. In this plant the embryo is so much reduced in form as to appear like a younger stage of a dicotyledonous embryo (Koch, 1878, p. 259), being merely an oval cell-mass, and the changes that take place during germination show certain peculiarities. At first the radicular half of the embryo develops into a filamentous root (Koch, 1883, p. 189), while the plumular half remains throughout in the endosperm, acting as an absorbing organ. Differing from *Lathraea*-seedling the parasitism of this seedling is effected by the root-tip, provided it abuts on a host-root lying before its course. In his culture-experiments Koch (1883) assumed that in germination the seeds required a chemical stimulus from the host-root. Such being all that we know, at present, about the early stage of development of the *Orobanchaceae,* it appears to me to be not the less interesting to extend our study on *Aeginetia* which exhibits a close resemblance to the last mentioned species of *Orobanchaceae,* on account of the structure of the seeds as well as the vegetative organs, and to ascertain how far what was found on the latter plant is applicable to the former.

While the present study was carried out with this end in view, I have never undervalued the problem about the condition which the seeds of such holoparasite require in germination. Although it has been ascertained by the above mentioned authors that the stimulus of the host-root is invariably neccessary to germination in plants of this family, the nature of the stimulus has not yet been studied with accuracy. Concerning this point I can not yet express any definite view, but as it seems to me that the results of a few incidental experiments are suggestive for a further study on this subject, I will note them briefly in the present paper.

Methods.

The seed of *Aeginetia* being very fine and pulverous, a special treatment is required in observing its germination. In order to observe easily the successive stages of germination, and of the development of the seedlings, I transplanted, a month or two previously, some vigorous host-plants in pots of 15—20 cm in diameter. These being kept sufficiently moist, the plants began to produce after a while young rootlets mainly traversing between the wall of the pots and the soil inside. When a thick mesh-work was thus formed by the rootlets I lifted up carefully the plants from the pots, laid the seeds of *Aeginetia* upon the meshes, and then put the plants again in the pots as before. By taking the plants from time to time out of the pots without disturbing the arrangement of their root-system on which the seeds were laid, I was able to follow in detail the changes that took place during the germination and subsequently.

The seeds used in the experiment were collected in the preceding year and kept dry. Under favourable conditions they germinated within two weeks in the early summer. However I could observe no germination to take place in seeds preserved in a

dry state for two years. It has not yet been ascertained how long the germinating power can be kept intact in seeds kept moist. This is a practically important matter in connection with the protection of the cultivated plants (Kusano, 1903), in case they should be invaded by this parasite.

Embryo.

The embryo is microscopically small and enclosed in the endosperm packed with starch. In order to take it in toto out of the endosperm the seed was treated a day or more with a concentrated solution of chloralhydrate. If such a seed be gently pressed under the cover glass, the endosperm would escape easily from the testa, and the embryo from the endosperm. The mature embryo thus taken out consists simply of a few isodiametric parenchymatous cells of nearly equal size. It is somewhat oval in form with its narrow end directed towards the microphylar end of the seed. No morphological differentiation into plumule, radicle or cotyledons being invisible, it represents, as it were, the younger stage of an embryo of a phanerogamic plant. Optical section shows that at most two but often a single row of cells in the direction of the long axis of the embryo is enclosed by the epidermal cells (Figs. 1, 2). Very simple as it may be in structure, still it is not difficult to point out both the radicular and plumular ends in the embryo. These become evident in a germinating seed; the narrow end, which often consists of smaller cells, corresponds to the radicle, while the other end represents the plumule. As a whole the embryo of *Aeginetia* has quite the same structure as that of *Orobanche* (Koch, 1878; Smith, 1901, p. 118).

Seedling.

It is a noteworthy fact that in spite of a great similarity in structure of the seed in *Aeginetia* the mode of germination is very divergent. In *Orobanche* germination is brought about by the multiplication of cells in the embryo, so that a filamentous seedling of 1—2 mm in length is the result. Both the radicular and plumular ends are seen to consist in longitudinal section of four rows of cells enclosed by the epidermis (Koch, 1878, Figs. 17—19). The connection of the seedling with the host is effected by the tip of the radicle. The tip on coming in contact with any host sends out its epidermal cells in the form of papillae (Koch, 1883, p. 189), and the subjacent initial cells then commence to proliferate and produce the tissue of the primary haustorium. In *Aeginetia* the changes are quite different. In the first place we can scarcely recognize multiplication of cells or longitudinal growth in the seedling before it finds out the proper host, and in the second place the development of the radicular end is very characteristic. The first change that can be observed as the sign of germination consists only in that two or three large, hyaline globular cells

appear outside the testa at the micropylar end of the seed (Figs. 3, 4). These are highly turgescent with abundant cell-sap. The nuclei are large and conspicuous, and the cytoplasm radiate from them. At an advanced stage the globular cells increase in number generally up to 15 approximately (Fig. 12). As can be seen in Figs. 1, 2 and 6, these are not a new tissue, but only the epidermal cells of the radicle, but swollen up to nearly 4 times the original diameter. Simultaneously with this changes all the other cells swell up more or less making the embryo much larger in size; and judging from the number of cells seen in an optical section of the embryo before and after germination (compare Figs. 2 and 6), it is very improbable that a multiplication of cells may be partly concerned in the increase of the size. An accumilation of starch more especially in the tissue under the globular cells is perhaps connected not with the cell-division in this place, but with the further development of the globular cells.

Now follows the outgrowth of the globular cells one by one. Their external wall protrudes so as to make them first conical and then papillalike in form (Figs. 7, 9, 10). The outgrowths proceed further until they become slender hairs growing at times up to 1 mm in length. The diameter of the hairs is much smaller than that of the globular cells, measuring 38 μ on the average while the latter measure generally 115 μ in diameter. Although they belong morphologically to the category of trichomes, yet they are not identical in structure and even in function with the typical roothairs (Schwarz, 1883); they are often septate or even branched (Figs. 8, 9, 14), resembling rather the rhizoids of some cryptogamic plants (Haberlandt, 1904, p. 200). If undisturbed, they are all straight and radiate from the radicular end in all directions as shown in Fig. 8, but if one of them during its further prolongation should come in contact by its tip with a young host-root, it seems to attach itself firmly to the latter and then to coil or contract through its whole length, whereby the seedling is drawn closer to the host (Fig. 10). This is evidently an advantageous contrivance for the parasite to facilitate its organic connection with the host, that is to say, the formation of the primary haustorium. In Fig. 9 is shown one of the hairs just adhering to a host-root, and about to bend itself, while in Figs. 10 and 12 are shown hairs in a much contracted condition with the radicular end brought much nearer to the host.

By what means the tip of the hair fixes itself to the host has not yet been made out exactly. It is not impossible that a cementing substance is secreted by the hair, but there has actually come under my observation such a case as shown in Figs. 9 and 10, where the fixation was effected by a slight penetration of the tip of a hair between the epidermal cells. My observations, however, are not extended enough to justify the conclusion that this is a general case with *Aeginetia*.

So far as I know, such an organ has not hitherto been described in phanerogamic parasites. Analogous but not homo-

logous cases may perhaps be found in the root-hairs that develop previous to the formation of haustoria on the typical root of some hemi- and holo-parasites, such as *Melampyrum* (Leclerc du Sablon, 1887), *Lathraea* (Heinricher, 1895, p. 381), *Santalum* (Barber, 1906). In all these cases the root-hairs appear to serve simply for the fixation of the root of the parasite to the host. The cushion-cells in *Cuscuta* (Peirce, 1893) may be considered to perform the similar function. In *Aeginetia* it is quite obvious, as already stated, that the hairs serve first of all as a „tentacle", and after contact with the host, as a „prehensile organ", besides drawing the seedling closer to the host. In function, therefore, they possess all the characters of a typical tendril (i. e., *Cucurbitaceae*), and hence I venture to propose for them the name of „hair-tendrils".

In the root-system a similar function has already been known to appertain to the so-called root-tendrils (see Pfeffer, 1904, p. 416). They are not, however, identical morphologically with the hair-tendrils; for in typical root-tendrils the entire root plays a part of a tendril, while in hair-tendrils an appendage of the radicle comes into play. In origin, again, the hair-tendrils may be homologous to the papilla-like cells at the tip of the radicle in the seedling of *Orobanche* (Koch, 1883, p. 189). However, in structure and function the latter organ seems to be different from the former showing a rather close resemblance to the cushion-cells of *Cuscuta.*

The kind of stimuli required in causing the curvature of the tendrils remains still unknown. But on the basis of my culture-experiments it seems highly probable that, unlike the true root-hairs (see Pfeffer, 1904, p. 459), mere contact with sand- or soil-particles remains quite ineffectual, but that some chemical stimulus must be concerned, to which the tip of the tendrils coming in contact with the host-root must respond. That normal tendrils may respond to chemical stimuli has already been ascertained by Correns (1896, p. 16).

In almost all cases the globular cells do not appear to develop all into the hair-tendrils: some of them remain unchanged, while some are arrested from further development after reaching the conical or papillae stage. As for the most probable ground of such variable development of the globular cells, my observations of a number of seedlings have led me to the conclusion that the number of tendrils that are formed in a seedling must depend more or less upon the chances of meeting with an appropriate host. In fact I have found that when a seedling came on contact with a host by a premature development of some tendrils the remaining ones were more or less arcested from further development and the globular cells from forming further tendrils (Figs. 9, 10, 12); while when a seedling remained away from the host long enough many tendrils were observed to develop at once and in full length, or many globular cells to give rise to tendrils (Fig. 7). This fact makes it most probable that the seedling develops as many tendrils as possible in several directions until it finds out a host thus

securing as many chances to meet with a desired host-root, but that as soon as one of the tendrils comes in contact with it the seedling does not need the development of further tendrils.

Usually only the apex of the tendril is responsive to the stimulus, but that the other portions may also react may be seen in Fig. 11, where a tendril is shown twining around a root-hair of a proper host-root (*Zingiber*).

The tendril on coming in contact with the host seems to be retarded in growth as in the typical tendril (Fitting, 1903, p. 604), and it seems to wither and die away if kept indefinitely away from a proper host.

In view of all these facts there can be any doubt that the hair in *Aeginetia*-seedling is quite different both morphologically and physiologically from the true root-hair, and that it most closely resembles the typical tendril in its function.

While the changes described above are taking place at the radicular end, we can not find any notable change at the plumular end except for a slight increase in size. The general form of the embryo at this stage is then as reproduced in Fig. 12. It is perhaps the last stage to which an embryo can develop without coming in contact with the host-root. Much starch-granules still remain in the embryo and endosperm, and serve as the reserve material for the further development of the seedling.

Tubercle and Primary Haustorium.

When a seedling as above described comes in contact with a host-root by means of a hair-tendril further development follows immediately. By a rapid multiplication of cells the seedling grows so as to become visible to the naked eye. The newly produced tissue gives rise, besides a primary haustorium, to a tubercle from which the shoot and root-system of the plant are afterwards formed. What is remarkable is that the multiplication of cells does not take place unless the seedling becomes attached by one of the tendrils to the host. Since the seedling is otherwise entirely incapable of further development in spite of the presence of the reserve material left in the endosperm, it follows that the further development of the seedling is associated with the stimulus of the host.

The multiplication of cells occurs under the tendril-cells. The parenchymatous tissue thus derived pushes and finally breaks the latter, and comes to lie in direct contact with the tissue of the host-plant. Until an organic connection becomes established between the seedling and the host-tissue the multiplication of cells must be due to the reserve material in the seed. The maximal size to which the cell-mass can thus attain is less than 1 mm in diameter, approximately the same as that to which the seedling of *Orobanche* can reach with the help of its endosperm alone (Koch, 1883, p. 189).

The cell-mass thus formed becomes a tubercle generally of a spherical or oval form (Figs. 13, 14). It forms a large part of the seedling, making the plumular end, globular cells and tendrils

highly inconspicuous. The formation of the tubercle has already been observed in *Orobanche,* in which however only one fifth of the whole length of the seedling is transfered into it.

The frontal portion of the tubercle penetrates into the young cortex of the host-root and becomes differentiated into a primary haustorium which is completed by the formation of tracheids in direct connection with the conducting system of the host-root. On the completion of the haustorium the tubercle derives nourishment from the host, and there ensues a vigorous development. The further development of the tubercle — formation of the shoot and root-system — is quite the same as in *Orobanche* (Koch 1883).

Germination-Experiments.

As has been quoted above, there is no doubt that in the germination of the Orobanchaceae, as ascertained in *Orobanche* and *Lathraea,* a chemical stimulus comes into play. Still it has not been conclusively shown that whether the stimulus in question is due to the character of the roots as such, or is entirely peculiar to the root of the proper host. Although Koch has expressed the opinion that „die Samen der Orobanchen keimen nur im Anschluß an die Wurzel einer geeigneten Nährpflanze" (Koch, 1883, p. 188), it seems to me that a sufficient number of plants has not been tested with this point in view. Heinricher (1894) succeeded in raising the seedling of *Lathraea* on the roots of a very few kinds of trees. From his experiments we cannot conclude that the roots of all trees can stimulate the seed to germination. A further study is also needed to decide whether the seed germinates on the roots of herbaceous plants. But when we consider that these parasites thrive only on certain plants[1]) one might consider himself justified in assuming that the germination takes place only on these plants. Likewise, as only monocotyledonous plants are at present known as the hosts of *Aeginetia* in the field[2]), one might be led to the same assumption. This has, however, been proved to be quite incorrect by the germination-experiments now to be described. As these experiments were originally planned to verify what we had assumed, they were not so extended as were afterwards found desirable.

---

[1]) Among more than 300 species enumerated by von Beck (1890) as the hosts of *Orobanche* no monocotyledonous plant is mentioned as the proper host.

[2]) So far the following plants have been ascertained to serve as the host: *Canna indica* L. (Dandoku). *Carex lanceolata* Boott. (Hikagesuge). *C. Morrowi Boott.* (Kansuge). *C. transversa* Boott. (Ko-onisuge). *Imperata arundinacea* Cyr. var. *Koenigii* (Benth.) Hack. (Chugusa). *Miscanthus sinensis* (Anders.) (Susuki). *M. sacchariflorus* Hack (Ogi). *Oryza sativa* L. (Upland form) (Okabo). *Panicum miliaceum* L. (Kibi). *P. flumentaceus* L. (Hie). *Saccharum officinarum* L. (Satokibi). *Setaria italica* Kth. var. *germanica* Trin. (Awa). *Zea Mays* L. (Tomorokoshi). *Zingiber Mioga* Rosc. (Myoga).

1. Germination of the Seeds on Pot-Plants.

Aeginetia-seeds were laid on the roots of several pot-plants. The experiments were made in July and the germination took place within two weeks. The plants used comprised several species of Phanerogams and Cryptogams, two pots being prepared for each.

a. Pteridophytes: *Selaginella involvens* Spring. (Iwahiba) and *Aspidium rhomboideum* Wall. (Kanawarabi) have rather weakly developed roots. After two weeks some of the seeds laid on them were seen to have produced a few globular cells outside the testa but no further development took place even after four weeks or more.

b. Gymnosperms: *Cryptomeria japonica* Don. (Sugi) and *Thujopsis dolabrata* S. et Z. (Asunaro) were used. Although the roots are not very vigorously developed, yet a few of the seeds produced globular cells. Further development remained uncertain.

c. Monocotyledons: Keeping in mind that *Aeginetia* grows in the field exclusively on plants of this group I have used for my purpose several species from various families, comprising also the well-known hosts for control[1]).

Juncaceae.

Luzula campestris Dc. var. *capitata* Miq. (Suzumenohie).

Cyperaceae.

Carex japonica Thunb. var. *chlorostachys* (Don.) Kük. (Shirasuge).

C. Morrowi Boott. (Kansuge)*.

Gramineae.

Arundinaria Simoni Riv. (Medake).

Calamagrostis arundinacea Both. (Chigusa).

Miscanthus sinensis (Anders.) (Susuki)*.

Oryza sativa L. (Upland form) (Okabo)*.

Panicum miliaceum L. (Kibi)*.

Setaria excurrens Miq. (Inuawa).

Zea Mays L. (Tomorokoshi)*.

Araceae.

Acorus gramineus Ait. (Sekisho).

Commelinaceae.

Pollia japonica Hornst. (Yabumyoga). Thick, soft and vigorous roots with densely developed root-hairs.

Rhoeo discolor Hce. (Murasakiomoto).

Liliaceae.

Allium fistulosum L. (Negi). Vigorous development of roots.

Hemerocallis fulva L. (Yabukwanzo).

Ophiopogon japonicus Ker. (Janohige). Roots dense but not vigorous.

---

[1]) The natural hosts are marked with an asterisk.

Iridaceae.

Iris tectorum Max. (Ichihatsu).

Dioscoreaceae.

Dioscorea sativa L. (Marubadokoro). The development of roots far less vigorous than other plants.

Zingiberaceae.

Zingiber Mioga Rosc. (Myoga)*. Roots very vigorous.

Cannaceae.

Canna indica L. (Dandoku).

With the exception of *Ophiopogon* all the plants above mentioned gave the required stimulus, and the seed attained after two weeks to a stage similar to that shown in Fig. 4. The percentage of germination seemed to be larger on plants which produced vigorous roots. In *Zingiber* and *Pollia* young roots were constantly and luxuriantly produced during the experiment, so that almost all the seeds laid on them came to germination. As for *Ophiopogon* the roots were not very active during the experiment, and the necessary stimulus, if present, seemed to have been too feeble.

c. Dycotyledons: Only a few plants were taken here. This was due to the circumstance that more plants had not been prepared as pot-plants for my purpose.

Plumbaginaceae.

Armeria maritima Willd.

Araliaceae.

Fatsia japonica Dcne. et Planc. (Yatsude). The roots were very few and not vigorous.

Geraniaceae.

Pelargonium zonale Willd. (Montenjikuaoi).

Rosaceae.

Pirus Malus L. var. *tomentosa* Koch. (Ringo). Roots evry few, not vigorous.

Prunus Mume S. et Z. (Mume). Roots very few, not vigorous.

Solanaceae.

Solanum tuberosum L. (Bareishod). Roots very scanty.

Leguminosae.

Pisum sativum L. (Endo).

Compositae.

Chrysanthemum sinense Sab. (Kiku).

Solidago occidentalis Torr. et Gray. (Oawadachiso).

Taraxacum officinale Wigg. var. *glaucescens* (Koch). (Tanpopo). The development of roots not vigorous).

Of these plants *Fatsia* and *Taraxacum* did not bring the seed to germination. This might perhaps be due to a comparatively weak development of the roots as above noticed. On the other hand, the seeds laid on all the other plants mostly germinated just as they did on Monocotyledons. It must, however, be remarked that the germination did not all proceed so far in their development so to produce the hair-tendrils: stopping at the stage

shown in Fig. 4, they ultimately came to death, mainly owing to mould fungi or other microorganisms.

The foregoing experiments show, contrary to our natural expectation, that the stimulus necessary for the germination of *Aeginetia*-seed is not peculiar to particular species of plants, but is given by all vigorously developing roots, whether of Phanerogams or Vascular Cryptogams. If it be admitted that a chemical stimulus is concerned here, it is most probable that the stimulant is an excretion of the roots. The following experiments afford some evidence for this view.

2. Germination of Seeds wrapped in Paper on Pot-Plants.

This experiment was undertaken to ascertain whether the direct contact of the seed with the host-root is neccessary for germination or not. The seeds were wrapped in one or several sheets of well washed filter-paper and laid among the root meshes of the pot-plants. For control seeds prepared in the same manner were kept at the same time in a moist chamber, and again unwrapped seeds were laid directly on the roots of the same pots. The seeds wrapped in 3—5 sheet sof paper did not germinate about the time that the unwrapped seeds germinated vigorously. However those wrapped in one sheet and laid on *Zingiber* and *Pollia* germinated partly. In the mean time the control seeds in the moist chamber remained entirely unchanged.

From this experiment we see that direct contact of the seeds with the host root is by no means an indispensable condition in bringing them to germination, and that the germination is associated with a certain substance or substances excreted by the host-root and diffused into the surrounding medium. That the percentage of germination is smaller in the case of the wrapped seeds than in those laid directly on the root, and that it becomes less with the increase of the sheets of paper are strong evidences that the amount of the diffusible substance depends upon the nature of medium through which it must pass to reach the seeds.

3. Germination of Seeds without Host-Root.

The seeds were kept in water (tap-water or destilled water) or in a moist chamber. They were also sown in soil without any visible plant. In either case I was not able to observe any sign of germination. If such seeds were afterwards brought on the root of any plant, the germination took place easily. Hence it follows that the seed of *Aeginetia* always requires a stimulus from the roots for germination.

4. Germination of Seeds in Chemicals.

This is only a preliminary experiment to find out a stimulating substance among chemicals, and only a few substances were

tested. Under a bell jar one end of a piece of filter-paper moistened previously with destilled water, on which the seeds were placed, was immersed in a given solution of the substance to be tested in a small vessel. By capillary action the given solution diffuses up the paper so that the seeds are acted on by the substance in various degrees of concentration at different parts of the paper. For control tap-water and destilled water were tested in the same manner. The results were entirely negative, and no germinating seeds were observed after two weeks or more. The seeds were attacked by mould fungi and destroyed. The chemicals tested and their concentration in the vessels were the following:

Hydrochloric acid	1/100 and 1/500 mol.
Phosphoric acid	1/100 and 1/500 mol.
Tartaric acid	1/100 and 1/500 mol.
Citric acid	1/100 mol.
Formic acid	1/100 and 1/500 mol.
Malic acid	1/10 and 1/500 mol.
Monopotassium phosphate . .	1/100 mol.
Sodium hydroxide	1/100 and 1/1000 mol.

It would be of great interest and importance to extend the above experiments and to determine, if possible, a chemical or chemicals that would stimulate the *Aeginetia*-seed to germination. If such a substance be found out, it is highly probable that it is one of the excretions of the roots. Much difficulty must certainly lie in the way of such a study. It is generally known that roots excrete acidic substances (Czapek, 1905, p. 873), and recently Schreiner and Reed (1907) have found out that a very slight amount of substances is excreted by roots, which act deleterious to their growth [1]). The amount is so exceedingly small that it can not be detected by chemical analysis, but its presence is revealed by the chemotropism of roots. The method proposed by the last named authors is very ingenious, and it leads us to think that our germination-experiments, if extended further, might perhaps be applicable to the investigation of root-excretions.

Development of Tubercle and Selection of Host.

Although it is clear from the foregoing accounts that all roots can stimulate *Aeginetia*-seed to germination, still the facts obtained both from field-observations and culture-experiments clearly show that *Aeginetia* cannot grow on all plants. This is proved by my experiments. By careful examination at intervals of the pot-plants on which the seeds were laid, we could ascertain that the germinating seeds did not develop equally well on Cryptogams, Gymnosperms and Dicotyledons. Again, among Monocotyledons different plants acted very differently. The plants of this group that induced the seedlings to form tubercles were *Luzula*, both species of *Carex*, *Calamagrostis*, *Miscanthus*, *Setaria*, *Oryza*, *Panicum*,

[1]) For the literature on root-excretions see Schreiner and Reed's paper.

Pollia, Zingiber and *Canna,* most of them being already known as natural hosts[1]. Again the development of the tubercles was not only very unequal on these plants, but even in the same species it was different on different individuals. After two weeks all the seedlings reached the stage shown in Fig. 4, but the size of the tubercles during the next two weeks was very variable, some attaining to the size of poppy grains and others to that of the corn. The growth of the tubercles were especially vigorous on *Zingiber* and *Pollia.* It was also observed that the development of the parasite was less rapid on pot-plants than on those in the field: in September it was all in flower in the field while the shoots scarcely appeared above ground in the pots. It follows that the growth of the parasite is most intimately connected with that of the host, and in particular with the activity of its roots.

I have already remarked that the host-root induces no germination when too feebly developed. The same cause must not be assigned for the nondevelopment of tubercles on some of the plants used in the experiment. For instance, *Allium, Iris, Acorus, Hemerocallis,* and others produced numerous vigorous rootlets and appeared always to be much more rapid in growth than some natural hosts such as *Carex* and *Miscanthus.* It is certain, therefore, that there are fit and unfit plants as the host of *Aeginetia.*

As for the intimate relation between the seedlings and the proper hosts, or plants unfit as the host, I have no evidence to bring forward. It may be that the roots of some plants are unfit for inducing the formation of the primary haustorium, the hair-tendrils, or perhaps the tubercles. Which of these assumptions holds true must be settled by further investigations. At present I can go no farther than to state that the stimulus which causes the seeds to germinate and the stimulus which causes the seedlings to develop further are of a quite different nature.

General Remarks and Summary.

On looking over what have been described above, we see that *Aeginetia* presents many remarkable characters which must be due to its parasitic life. In the first place, the formation of the hair-tendrils is a most specialised contrivance for finding out the host. It may be that in *Lathraea* and *Orobanche* the seedlings can not easily reach the host, unless the seeds are placed close to the host-root so that their radicles lie against the latter. Otherwise, the tip of the radicles may diverge from the host-root more and more as they grow further and further so as to make the development of the seedlings impossible, just as the same organ of *Viscum* would do if it should be insensitive to light, or the same organ of autophytic plants if insensitive to light and gravity.

---

[1]) See foot-note in the preceding page.

In *Aeginetia* the formation of the hair-tendrils is alone sufficient to avoid such a danger.

In the second place, *Aeginetia* shows some transitional states between autophytic and the most advanced parasitic life. In most hemiparasites, or more strictly speaking, green parasites such as Santalaceae (Kusano, 1906, Barber 1906, 1907), Rhinanthaceae (Heinricher, 1901, 1902) and Loranthaceae, the germination is neither associated with the presence of the host, nor have they any marked tendency to select their host. But some holoparasites or at last Orobanchaceae, hitherto studied, have acquired the habit of not developing and even of not germinating without the presence of the roots of their proper host. While thus the intimate relation of the parasite and host-root is in this case restricted to certain limited species of plants, *Aeginetia* shows itself to be many-sided in this respect: In *Orobanche* and *Lathraea* the selection of the host takes place already at the period of germination, it takes place in *Aeginetia* at a later period. Thus certain variations observed to occur in the Orobanchaceae in their behaviour towards the host-roots a study of other species of the same family is very desirable.

The chief results of the experiments described in the foregoing pages may be summarised as follows:

1. The germination of *Aeginetia*-seed does not take place in water, moist chamber or soil. It requires always the stimulus of the root of other plants.

2. The seed kept dry for two years loses its germinating power.

3. The plants which stimulate the seed to germination may be Vascular Cryptogams, Gymnosperms, or Angiosperms.

4. The stimulant is an unknown substance that is perhaps excreted by active roots of all higher plants.

5. The development of the seedlings takes place only on certain species of Monocotyledons. Its conditions are entirely different from those that are necessary for the germination of the seeds, the former being fulfilled only by certain plants while the latter are found in the roots of all higher plants.

6. The first change that takes place during the germination is the swelling of the epidermal cells at the radicular end of the embryo and their transformation into the hair-tendrils.

7. The seedlings are much reduced in form, and before they are connected with the host no multiplication of cells take place.

8. The seedlings develop, when attached to the host, spherical tubercles. They are formed by the meristematic tissue under the hair-tendrils.

9. For the multiplication of cells in the seedlings certain stimulus from the host-roots to which the hair-tendrils are sensitive seems to be required.

10. The tubercles become differentiated first into the primary haustorium at the frontal portion, and then into the shoot and root-system at the other portions.

Botanical Institute, Agricultural College, Tokyo.

June, 1908.

Literature cited.

Barber, C. A., Studies in root-parasitism. The haustorium of *Santalum album*. 1. Early stages, up to penetration. (Memoirs of the Department of Agriculture in India. Bot. Series. Vol. I. No. 1. Pt. I. 1906.)

— The same. 2. The structure of the mature haustorium and the interrelation between host and parasite. (Ibid. Vol. I. No. 1. Pt. II. 1907.)

Beck von Mannagetta, G., Monographie der Gattung *Orobanche*. (Bibl. Botanica. Heft 19. 1890.)

Correns, C., Zur Physiologie der Ranken. (Bot. Zeit. LIV. 1896. p. 1.)

Czapek, F., Biochemie der Pflanzen. II. Jena 1905.

Fitting, H., Untersuchungen über den Haptotropismus der Ranken. (Jahrb. f. wiss. Bot. XXXVIII. 1903. p. 545.)

Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie. 3. Aufl. Leipzig 1904.

Heinricher, E., Die Keimung von *Lathraea*. (Ber. d. deutsch. Bot. Gesellsch. XII. 1894. p. 117.)

— Anatomischer Bau und Leistung der Saugorgane der Schuppenwurz-Arten. (Cohn's Beitrg. z. Biol. d. Pflanzen. VII. 1895. p. 315.)

— Notiz über die Keimung von *Lathraea squamaria*. (Ber. d. deutsch. Bot. Gesellsch. XVI. 1898. p. 2.)

— Die grünen Halbschmarotzer. III. (Jahrb. f. wiss. Bot. XXXVI. 1901. p. 665.)

— The same. IV. (Ibid. XXXVII. 1902. p. 264.)

Koch, Über die Entwicklung des Samens der Orobanchen. (Jahrb. f. wiss. Bot. XI. 1878. p. 218.)

— Untersuchungen über die Entwickelung der Orobanchen. (Ber. d. deutsch. Bot. Gesellsch. I. 1883. p. 188.)

Kusano, S., Notes on *Aeginetia indica* Roxb. (Bot. Mag. Tokyo. XVII. 1903. p. 1.)

— Studies on a perennial hemiparasite. (Ibid. XX. 1906. p. 59). (In Japanese.)

Leclerc du Sablon, Recherches sur les organes d'absorption des plantes. (Rhinathées et Santalacées). (Ann. Sci. Nat. Sér. VII. T. 6. 1887. p. 90.)

Peirce, J., On the structure of the haustoria of some phanerogamic parasites. (Ann. of Bot. VII. 1893. p. 291.)

Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. II. Leipzig 1904.

Schreiner, O. and Reed, H. S., The production of deleterious excretions by roots. (Torr. Bot. Club. XXXIV. 1907. p. 279.)

Schwarz, F., Die Wurzelhaare der Pflanzen. (Arb. aus d. Inst. Tübingen. I. Heft 2. 1883. p. 135.)

Smith, A. C., The structure and parasitism of *Aphyllon uniflorum* Gr. (Publ. of the Univ. of Pennsylvania. Contrib. from the Bot. Laborat. II. 1901. p. 111.)

Explanation of Figures.

All figures except Figs. 13—16 are drawn with the aid of the camera lucida from the fresh materials and magnified 130 times.

Fig. 1. An adult embryo in a ripe seed.

Fig. 2. The same shown in optical section. Fragments of testa are attached to the radicular end,

Fig. 3. A seed at the beginning of germination, with some swollen epidermal cells at the radicular end appearing outside the testa.

Fig. 4. A seed at somewhat later stage.

Fig. 5. An embryo in the germinated seed as shown in Fig. 3.

Fig. 6. The same in the seed shown in Flg. 4 (optical section) Starch-granules accumulate at the median portion.

Fig. 7. Radicular end of a seedling showing one of the globular cells protruded into a papilla.

Fig. 8. The same with full grown tendrils.

Fig. 9. The same showing one of the tendrils attached to a host (*Zingiber*). Its apex is penetrating between two epidermal cells of the host.

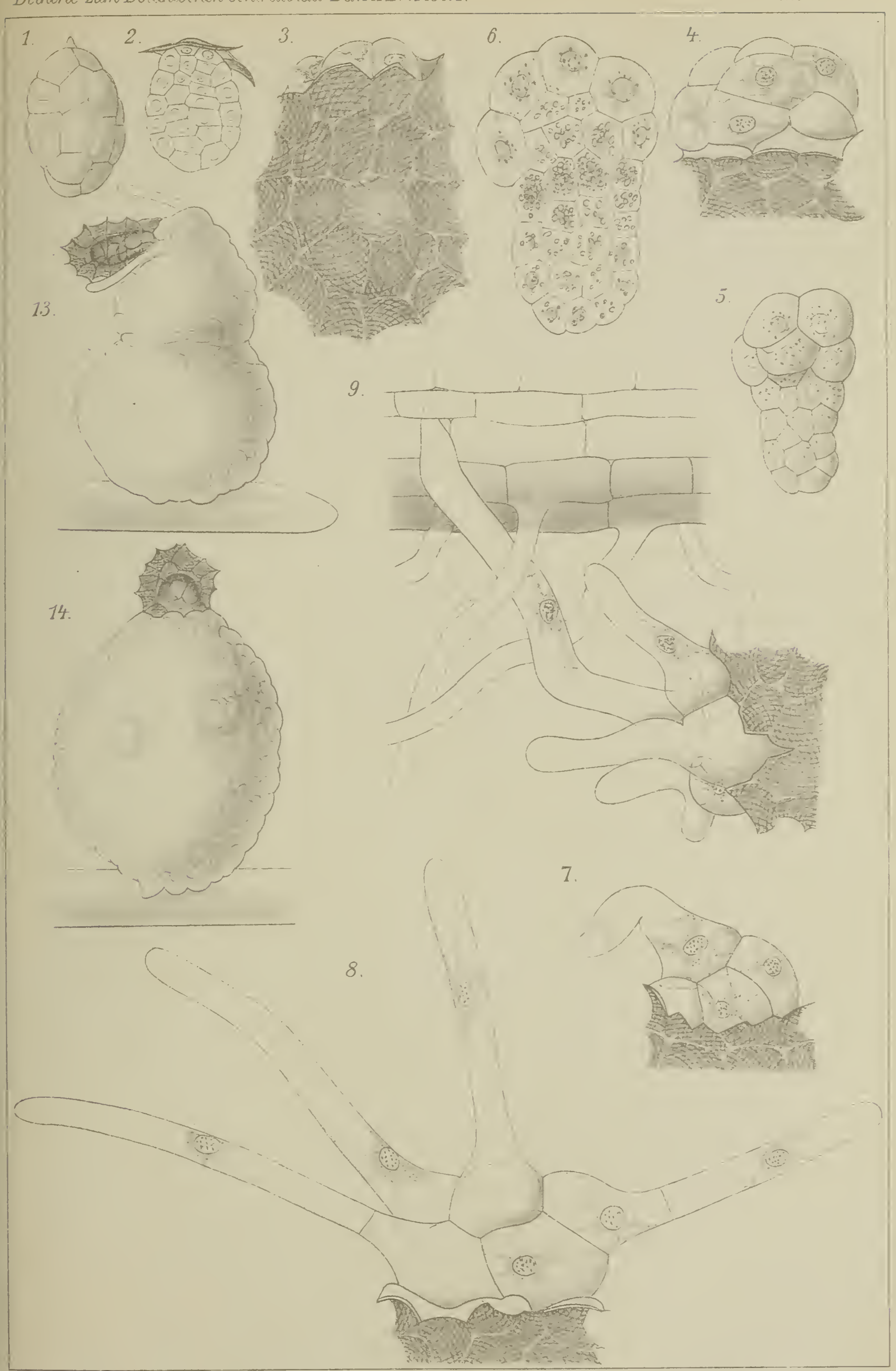
Fig. 10. The same with a much shrinked tendril.

Fig. 11. The same with a tendril twined round a root-hair of a host (*Zingiber*).

Fig. 12. Two seedlings at advanced stage. In the right is shown an entire embryo taken out df the endosperm.

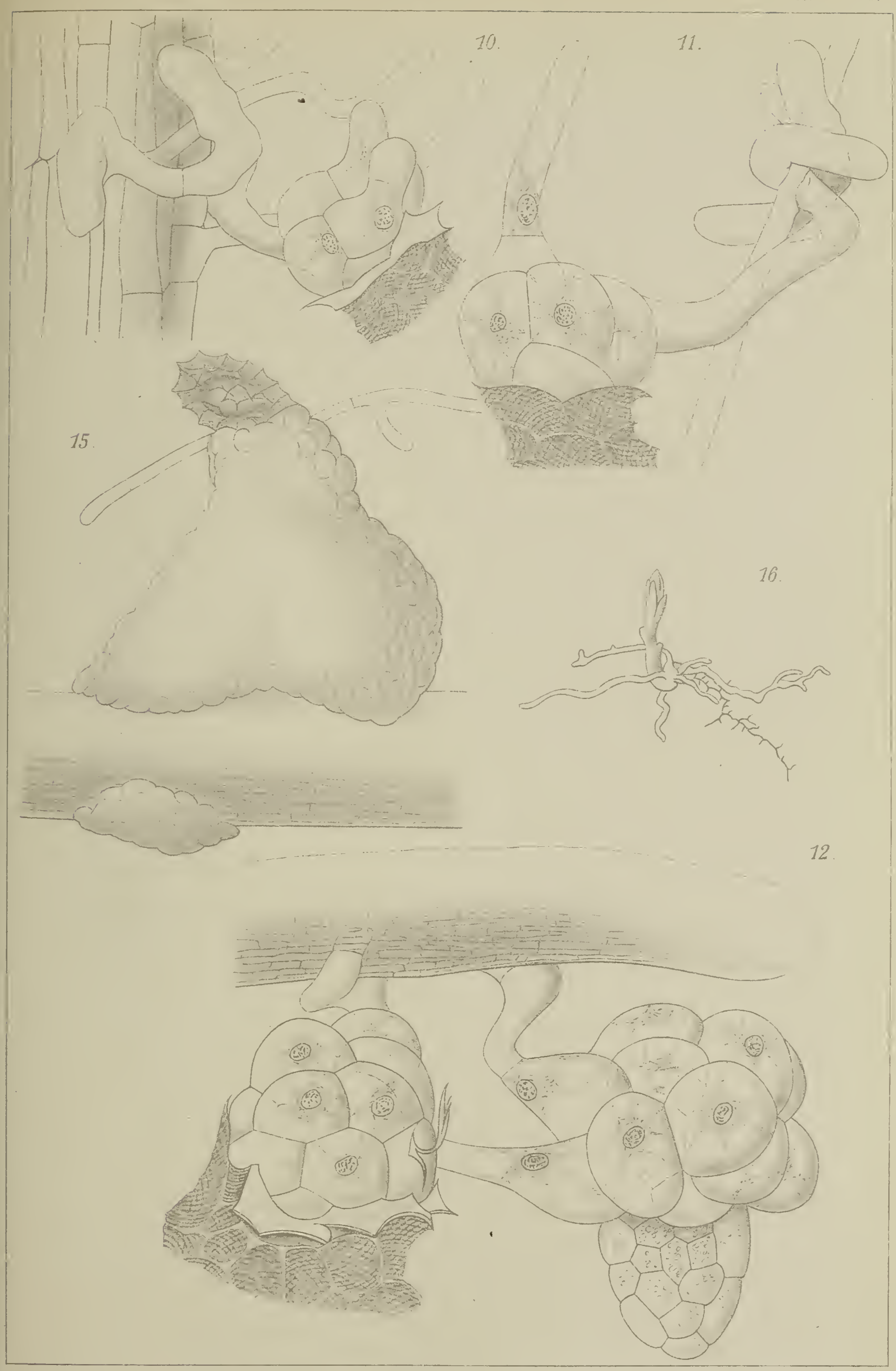
Figs. 13—15. Tubercles at several stages of development. ca. 40.

Fig. 16. A shoot and roots derived from a tubercle. Nat. size.



S. Kusano del.

Verlag von C. Heinrich Dresden-N.



S. Kusano del.

Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.



Erwiderung

von

Dr. Otto Porsch (Wien).

In No. 3 dieser Zeitschrift, Abteil. I, 1908, veröffentlichte kürzlich Dr. J. Fahringer, Gymnasiallehrer in Brüx (Böhmen), eine Abhandlung unter dem Titel „Zur Kenntnis einiger Blütensekrete nebst Bemerkungen über neuere blütenbiologische Arbeiten", in der der Verfasser, der, nebenbei erwähnt, von Hause aus Zoologe ist, sich zu der starken Äußerung hinreißen läßt, ich hätte die von ihm über das Blütenwachs von *Ornithidium divaricatum* Barb. Rodr. gemachten Angaben seinem Manuskripte entlehnt und als eigene Untersuchungsergebnisse ausgegeben. Mit Rücksicht darauf, daß es sich im vorliegenden Falle bloß um die von innerem Groll getragenen, rein persönlich polemischen Expektorationen eines Anfängers handelt, dem die brasilianische Orchideenflora dieselbe terra incognita wie die moderne Blütenbiologie ist, hätte ich diese Geistesblüte ruhig ad acta legen können. Jedoch der von dem mir übrigens persönlich unbekannten Autor angeschlagene Ton zwingt mich, zur Wahrung meines persönlichen Standpunktes jede Rücksicht fallen zu lassen, und der Wahrheit die Ehre zu geben, ohne Rücksicht darauf, ob dieselbe dem Autor angenehm ist oder nicht. Der tatsächliche objektive Sachverhalt, den ich z. T. den mündlichen Angaben Prof. v. Wettsteins verdanke, da ich erst seit 1903 in Wien bin, um die Zeit, wo Dr. Fahringer seine Beobachtungen machte, noch Assistent bei Prof. Haberlandt in Graz war, ist in Kürze folgender. Im Herbste 1902 übergab Prof. v. Wettstein Herrn Dr. Fahringer, der damals als Student das botanische Praktikum bei v. Wettstein mitmachte, lebendes und in Formol konserviertes Blütenmaterial von *Ornithidium divaricatum* Barb. Rodr. mit dem Auftrage, dasselbe im Hinblick auf die blütenbiologische Bedeutung des Wachses einer genauen anatomischen und mikrochemischen Untersuchung zu unterziehen, da der Bezug des Wachses durch ein Insekt von Prof. v. Wettstein im südbrasilianischen Urwalde direkt beobachtet wurde. Nach Abschluß seiner Beobachtungen übergab Dr. Fahringer Herrn Prof. v. Wett-

stein eine schriftliche Aufzeichnung seiner Beobachtungen, welche letzterer als für die Publikation ungeeignet fand und liegen ließ.

Da Prof. v. Wettstein eine blütenbiologisch so interessante Beobachtung, für die er am natürlichen Standorte das wertvolle Material gesammelt hatte, begreiflicherweise nicht fallen lassen wollte, so übertrug er mir nach Abschluß meiner Untersuchungen über Futterhaare im Anschlusse an diese die Untersuchung des genannten Objektes. Da aber Dr. Fahringer das ihm gelieferte Material mitgenommen hatte, die zwei lebenden Pflanzen, welche im hiesigen botanischen Garten in Kultur sind, nicht blühten, so war ich direkt vor die Notwendigkeit gestellt, meine ganze Untersuchung an einer einzigen, für die Schausammlung bestimmten, in Formol konservierten Blüte vorzunehmen. Prof. v. Wettstein übergab mir das Manuskript mit der Bitte, die chemischen Reaktionen Dr. Fahringer's nachzuprüfen, soweit dies das Material zuließ, wobei ich ausdrücklich erklärte, daß ich die infolge Materialmangels etc. für mich nicht ausführbaren Reaktionen Fahringer's nur unter voller Nennung seines Namens einbeziehe, was ich in meiner Arbeit auch strenge eingehalten habe (vgl. Österr. Bot. Zeitschr. 1905. p. 255, 256, 257). Damit glaube ich, meiner Anstandspflicht dem Autor gegenüber in weitestgehendem Maße entgegengekommen zu sein. Als Antwort hierauf wirft er mir vor, die Ergebnisse seiner Anfängerarbeit als eigene Untersuchungen ausgegeben zu haben.

Für mich wäre hiermit der rein historisch-persönliche Teil der Sache erledigt, über die sich nach dem eben Gesagten und meinen bisherigen Publikationen der Fachmann leicht sein Urteil bilden kann, und ich gehe nun zu dem rein sachlichen Teil der Dr. Fahringer'schen Arbeit über. Ich kann mich hierbei um so kürzer fassen, als die vollständige Unvertrautheit des Verfassers, welcher auf botanischem Gebiete nach wie vor bloß Anfänger ist, und weder die für die berührte Frage erforderliche, unerläßliche methodische Schulung, noch Pflanzenkenntnis besitzt, mich einer ausführlichen Widerlegung enthebt.[1])

Der Verfasser, bei dem allerdings die Ökonomie des wissenschaftlichen Arbeitens nicht gerade die stärkste Seite zu sein scheint, wundert sich darüber, daß ich an einem einzigen Labellum dreizehn Reaktionen ausführen konnte. Nun, zu seiner Beruhigung sei ihm versichert, daß sich mit einem Labellum noch mehr als dreizehn

---

[1]) Zur Charakteristik der Qualität der Handzeichnungen, die dem Manuskripte beigegeben waren, sei nur kurz auf eins verwiesen. Das Labellum besitzt drei Gefäßbündel, ein medianes und zwei laterale. Die dem Manuskripte beigegebene Querschnittszeichnung, welche einen ganzen Querschnitt darstellt, enthält, abgesehen von den meist ganz unrichtigen und willkürlich eingezeichneten Zellanschlüssen des Grundgewebes, einen zentralen Strang aus Bastzellen, in der Figurenerklärung als „Gefäßbündel" bezeichnet, die beiden seitlichen Gefäßbündel sind überhaupt nicht eingetragen, sondern der von ihnen eingenommene Raum ist einfach mit Grundgewebe ausgefüllt! Auch die der gedruckten Abhandlung beigegebenen Abbildungen lassen, obwohl etwas besser, noch sehr viel für den zu wünschen übrig, der das Objekt selbst untersucht hat. Man vergl. z. B. Fig. 3 B.

mikrochemische Reaktionen ausführen lassen, allerdings nur unter der Voraussetzung, daß man zu arbeiten versteht. Eine qualitative chemische Analyse läßt sich selbstverständlich nicht damit vornehmen. Diese konnte bei dem gegebenen Materiale nicht meine Aufgabe sein, und diese Aufgabe hätte ich als Nichtfachchemiker auch niemals übernommen. Diese Aufgabe hat aber auch ebensowenig Dr. Fahringer übernommen. Denn die allbekannten Angaben, die er über die Wachsarten bringt, sind, wie er übrigens z. T. selbst angibt, zusammenfassenden Darstellungen entnommen. Wie aus meiner Arbeit ersichtlich, beschränken sich meine Reaktionen im wesentlichen auf die Löslichkeitsverhältnisse und die Einwirkung chemischer Reagentien, also auf Fragen, die auch auf Grund einer beschränkten Anzahl von Schnitten beantwortet werden können. Für den im Freihandschneiden Geschulten liefert ein Labellum durchschnittlich 40—50 Querschnitte aus den beiden wachsführenden Regionen desselben (vgl. die vergr. Abbild. des Labellums auf Taf. IV, Fig. 6 meiner Arbeit). Ich ging selbstverständlich hierbei einfach so vor, daß ich, um beispielsweise die Löslichkeit festzustellen, je 1—2 Schnitte in je ein Uhrschälchen gab, das mit dem bezüglichen Lösungsmittel beschickt war, und die Auflösung des Wachses bei schwacher mikroskopischer Vergrößerung kontrollierte. Zur Feststellung der Löslichkeit in kaltem Alkohol, Chloroform, Äther, Benzol, Xylol und Toluol sind also im Minimum bloß 6 Schnitte erforderlich, vorausgesetzt, daß sich das Wachs in diesen Flüssigkeiten löst. Löst sich dasselbe in bestimmter Zeit in diesen Flüssigkeiten, was der Fall war, dann genügt wohl dieser einfache Versuch, um zu behaupten, daß es in ihnen löslich ist. Ganz dasselbe gilt für die Anwendung der übrigen Reagentien. Eine andere Methode ist bei der geringen Anzahl von Schnitten, welche ich außerdem noch für die anatomische Untersuchung brauchte, wohl kaum anwendbar. Die Doppelbrechung unter dem Polarisationsmikroskope habe ich nicht untersuchen können und den diesbezüglichen Befund Fahringer's deshalb unter voller Nennung seines Namens als seinen Befund bezeichnet (l. c. p. 256). Ich glaube, in dieser Seite der Frage wohl genug getan zu haben, wenn ich an einem einzigen konservierten Labellum fast alle Reaktionen vornahm, welche der Autor an seinem viel reicheren, lebenden und konservierten Material ausführte. Denn daß sich die Ökonomie der Methodik im gegebenen Falle stets nach dem verfügbaren Material richten muß, ist selbstverständlich.

Warum der Verfasser immer und immer wieder betont, daß es sich um Pflanzenwachs handelt, verstehe ich nicht. Oder mutet er mir, der ich doch immer von vegetabilischem Wachse spreche, zu, anzunehmen, daß diese Orchideenblüte, chemisch gesprochen, tierisches Wachs liefert? Wozu er die allbekannten Tatsachen über die Bildung des Wachses im tierischen Körper wiederholt, weiß ich nicht. Er kommt überhaupt über die rein chemische Seite der Frage nicht hinaus und ist sich über das Wesen der ganzen Erscheinung nicht im klaren. Und doch liegen die Dinge

sehr einfach. Kurz, die honiglose Blüte bietet gewissen Insekten an Stelle des fehlenden Honigs Blütenwachs. Ob dieses von den Tieren als Klebewachs verwendet wird, wie Fahringer, ohne irgend eine Beobachtung darüber gemacht zu haben, behauptet, oder für ihren Wabenbau, ist blütenbiologisch vollkommen gleichgiltig. Blütenbiologisch wichtig ist bloß, daß das Wachs als Anlockungsmittel den fehlenden Honig vertritt, wie die Beobachtung Wettsteins zeigte, die Insekten tatsächlich anlockt, dasselbe abzuholen und an solchen Stellen zur Ausscheidung gelangt, daß die Insekten beim Bezug desselben die Bestäubung vermitteln. Obwohl es also für die Insekten kein Nahrungsmittel darstellt, vertritt es blütenbiologisch den sonst als Genußmittel dienenden Honig, weil der Pflanze beim Bezuge dieses Anlockungsmittel seitens der Insekten die Bestäubung garantiert ist, und darin, und nur darin liegt bekanntlich für die entomophilen Blüten die Bedeutung der Honigabsonderung.

Ob durch die Klebrigkeit des Wachses schädliche Insekten abgehalten werden, wie Fahringer annimmt, ist eine Frage sekundärer Natur.

Auf die Ansichten des Autors über die Bedeutung der Blütenanlockungsmittel im allgemeinen näher einzugehen, halte ich für überflüssig; zeigt sich doch der Mangel an Sachkenntnis und Überblick für den Fachmann bei der Lektüre seiner Ausführungen auf Schritt und Tritt. Ebensowenig ist auf seine Bemerkungen über die Eiweißreaktionen der Futterhaare der *Maxillaria*-Arten weiter zu reagieren, die nur derjenige beurteilen kann, der die Objekte kennt und selbst untersucht hat. Die Futterhaare von *Maxillaria rufescens* Lindl. würden geradezu ein klassisches Praktikumobjekt für die mikrochemischen Eiweißreaktionen abgeben, wäre das Material leichter in größerer Menge zu beschaffen. Daß die mikrochemischen Reaktionen, über die wir gegenwärtig verfügen, nicht immer eindeutig sind, darüber weiß jeder ein Lied zu singen, der sich damit beschäftigt hat. Ich verweise diesbezüglich auf die großartige neueste Zusammenfassung in Czapek's Biochemie, welche den Stand unserer derzeitigen Kenntnis und vielfach auch Unkenntnis am vollständigsten und klarsten wiedergibt.

Nur auf einige wenige Details muß ich noch kurz zur Orientierung jener eingehen, welche den hier behandelten Tatsachen etwas ferner stehen.

Zum Beweise für seine Behauptung, daß die Futterhaare keine neuen Insektenanlockungsmittel sind, beruft sich Fahringer auf die Beobachtungen Crüger's[1]). Die klassischen Beobachtungen Crüger's über die Tätigkeit der Insekten an den Blüten waren ja gerade die unentbehrliche zoologische Bestätigung dessen, was ich auf Grund der Untersuchung der Blütenmorphologie, Anatomie und mikrochemischen Merkmale der Futtergewebe theo-

[1]) Crüger, A few notes on the fecundation of orchids and their morphology. (Journ. of the Linn. Soc. London. Bot. VIII. 1865. p. 127 ff.)

retisch postulierte. Aber gerade hier hat der Mangel an Sachkenntnis der Anmaßung des Autors ein unangenehmes Schnippchen geschlagen. Denn von sämtlichen vier Gattungen, die Crüger auf ihren Insektenbesuch hin untersuchte (*Catasetum, Stanhopea, Coryanthes, Gongora*) und die ich mit Ausnahme der seltenen *Coryanthes* alle in viel größerer Artenzahl als Crüger nachuntersuchte, besitzt keine einzige Futterhaare, sondern hochgradig komplizierte Futtergewebe, deren weitgehendste histologische und mikrochemische Anpassungen in erster Linie durch meine Untersuchungen nachgewiesen wurden[1]). Andererseits habe gerade ich selbst in meiner zweiten Arbeit über die von Professor v. Wettstein entdeckten Futterhaare[2]) die wichtigsten hierauf bezüglichen Literaturangaben zusammengestellt. Für die Beurteilung des Wertes meiner Untersuchungsergebnisse ist es auch im Grunde genommen vollkommen gleichgiltig, ob Futterhaare bereits früher irgendwo angegeben wurden. Neu ist die Erkenntnis ihrer hervorragenden blütenbiologischen Bedeutung und Verbreitung als Ersatzmittel des fehlenden Honigs auf Grund des Nachweises ihrer komplizierten histologischen und mikrochemischen Anpassungsmerkmale. Das Verdienst dieses Nachweises kann ich wohl mit Fug und Recht für mich beanspruchen.

Aber auch alle weiteren Ausführungen des Autors sind die lebende Illustration seiner gänzlichen Unvertrautheit nicht nur mit der brasilianischen Orchideenflora, sondern seines Mangels an blütenbiologischer Pflanzenkenntnis überhaupt. Was soll z. B. die nichtssagende Bemerkung, daß die honiglosen Orchideen mit Ersatzeinrichtungen den honigführenden gegenüber stark im Nachteil sein würden, angesichts der Tatsache bedeuten, daß von den ungefähr 1800 brasilianischen Orchideenarten der neuesten Cogniaux'schen Bearbeitung[3]) allein mehr als die Hälfte honiglos sind und lauter Ersatzeinrichtungen in Form von Futterwarzen, Futtergeweben, Futterhaaren etc. besitzen? Noch höher stellt sich der Prozentsatz bei den australischen Orchideen.[4])

Ebenso unberechtigt und nur aus dem Mangel an Sachkenntnis zu erklären ist die Behauptung, daß die Honigblütler fast ausschließlich zu den höchst entwickelten Pflanzen gehören. Gegenüber dem Raffinement der vollständig honiglosen Blüten von *Stanhopea*, *Catasetum* und vor allem *Coryanthes*[5]) erscheinen die kompli-

---

[1]) Vgl. Porsch, Futtergewebe als Honigersatz. (Verhandl. d. Gesellsch. deutsch. Naturf. u. Ärzte. 78. Vers. Stuttg. Leipzig 1907. p. 288 ff. u. Österr. Bot. Zeitschr. 1907. p. 163 ff.) Die Honigersatzmittel der Orchideenblüte. (Kny's Bot. Wandtafeln. Erläuterungen zu Taf. CXI. u. CXII.) Eine ausführliche Darstellung meiner Untersuchungsergebnisse über die Futtergewebe d. Orchideenblüte unter Berücksichtigung der vorliegenden einschlägigen entomologischen Beobachtungen wird demnächst in Buchform erscheinen. Bezügl. *Catasetum* vgl. Haberlandt, Sinnesorgane. 1901. p. 65.

[2]) Weitere Untersuchungen über Futterhaare. (Öster. Bot. Zeitschr. 1906. No. 2 ff.)

[3]) Cogniaux, Orchidaceae in Flora brasil. III, 4—6. 1893—1906.

[4]) Vgl. Fitzgerald, Australian Orchids. 1875—84.

[5]) Vgl. Crüger. l. c.

ziertesten Bestäubungseinrichtungen aller Honigblütler, ja selbst die Honigbehälter der Marcgraviaceen direkt als Kinderspiel. Genau das Gegenteil ist der Fall. Den Höhepunkt in den gegenseitigen Anpassungen zur Sicherung der Fremdbestäubung, in der Ausbildung von Sinnesorganen, reizbaren Antennen, Labellen, Säulen etc.[1]) erreichen gerade jene honiglosen Orchideengattungen, deren Labellum den Insekten feste Nahrung in Form von Futtergeweben darbieten. Ich erinnere bloß an die brasilianischen Gattungen *Coryanthes, Mormodes, Catasetum, Cycnoches, Stanhopea, Gongora, Cirrhaea* etc., unter den australischen Orchideen an *Pterostylis, Caladenia, Thelymitra, Drakaea* u. a. Dies ist auch leicht verständlich. Denn die Ausbildung hochgradig histologisch und mikrochemisch angepaßter Futtergewebe, Futterhaare etc. bedeutet selbstverständlich eine ganz unverhältnismäßig höhere Komplikation als die Sekretion von Honig. Sie stellt uns geradezu das derzeit erreichte Endstadium in der Anpassungshöhe der bekannten Insektenlockspeisen der Blüte dar. In Übereinstimmung hiermit finden wir auch dieses Stadium gerade bei derjenigen Familie erreicht, welche auch im Blütenbau (Symmetrie, Ändroeceum), dem Aufgebot von Farbenpracht, Formenbizarrerie und Variationsmöglichkeit den ersten Rang einnimmt. Daß dieselbe aber diesbezüglich nicht allein dasteht, beweisen ähnliche, aber weniger komplizierte Honigersatzeinrichtungen bei anderen Familien, bezügl. derer ich auf meine Zusammenstellung verweise. Damit fällt von selbst auch die banale Einteilung in normale und abnormale Anlockungsmittel, welche der Autor am Schlusse seiner Arbeit vorschlägt. Was heißt hier normal und abnormal? Für die Orchideen Brasiliens und Australiens ist der nach europäischen Begriffen normale Honig eher das abnormale Insektenanlockungsmittel und die erwähnten Ersatzeinrichtungen sind das normale, für die zahllosen Pollenblumen ist der Blütenstaub das normale etc. Abgesehen davon, daß eine derartige oberflächliche Einteilung gar nicht das Wesen der Sache richtig bezeichnet, ist gerade in blütenbiologischen Fragen, welche sich auf tropische Pflanzen beziehen, jede Verallgemeinerung nach dem Vorbilde der europäischen Blumenwelt sehr gefährlich und nur mit großer Vorsicht vorzunehmen. Ist ja doch auch das Insektenleben vielfach ein ganz anderes. Ich verweise auf die großen Unterschiede im Blütenbesuche bei den beiden Geschlechtern von *Euglossa,* auf die nächtlich lebenden Bienen Südamerikas etc. Auf weitere Entgleisungen, wie die Bezeichnung „pollenarm" für die pollenstrotzende *Freycinetia strobilacea* etc., näher einzugehen, ist für den Fachmann überflüssig, für den Anfänger wohl hier nicht der Ort. Das einzig sachlich neue der Fahringer'schen Arbeit für das ihm die Blütenbiologen dankbar sein können, sind seine an *Symphytum tuberosum* L. gemachten Beobachtungen.

Das Fazit der vorliegenden Erwiderung läuft also kurz darauf hinaus: Mit den Ergebnissen der rein chemischen Untersuchung Fahringer's stimme ich auf Grund meiner eigenen Nachunter-

---

[1]) Vgl. Haberlandt. l. c.

suchungen überein. Zwei durch den Autor festgestellte Daten (Doppelbrechung etc., tropfenförmiger Austritt des Wachses aus dem Protoplasten) wurden unter voller Nennung seines Namens ausdrücklich als seine Beobachtungen bezeichnet (Österr. bot. Zeitschr. 1905., p. 256, 257). Seine allgemeinen blütenbiologischen Ausführungen und Ausfälle hätte er sich im eigenen Interesse schenken sollen, er hätte sich dadurch manche Entgleisung erspart. Die moderne Blütenbiologie wird an ihnen vorüber ruhig zur Tagesordnung übergehen. Wer sich über die Bedeutung und Verbreitung der Blütenanlockungsmittel tropischer Orchideen ein Urteil bilden will, muß vor allem selbstverständlich tropische Orchideen und ihren Blütenbau kennen. Sapienti sat! Damit schließe ich und betone ausdrücklich, daß ich mit dieser Erwiderung die Sache für mich als endgiltig erledigt betrachte und auf keine in welcher Form immer gehaltene Replik des Autors mehr eingehe, da ich die mir zur Verfügung stehende freie Zeit zu kostbar einschätze, um sie zur Polemik gegen rein persönliche Angriffe sachlich Unberufener zu vergeuden.

Wien, Juni 1908.

K. K. Botanisches Institut.

Zur Kenntnis des Mechanismus der photonastischen Variationsbewegungen und der Einwirkung des Beleuchtungswechsels auf die Plasmamembran.

Von

W. W. Lepeschkin,

Botanisches Laboratorium des Technologischen Instituts zu St. Petersburg.

Seit dem Erscheinen der Abhandlung Pfeffers[1]) unterliegt es keinem Zweifel mehr, daß die bekannten Schlafbewegungen der Blätter durch den täglichen Beleuchtungswechsel hervorgerufen werden und nicht etwa eine erbliche periodische und autonome Bewegungserscheinung darstellen. Es wurde auch von Pfeffer mit Sicherheit festgestellt, daß die täglichen Bewegungen der gelenktragenden Blätter von drei Bewegungsarten (1. den photonastischen, d. h. durch direkten Beleuchtungswechsel hervorgerufenen Bewegungen; 2. deren Nachwirkungen und 3. den autonomen Bewegungen) zusammengesetzt sind. Die photonastischen Variationsbewegungen spielen dabei, wie Pfeffer betont, bei den meisten Pflanzen die Hauptrolle und müssen daher bei der Erforschung des Mechanismus der täglichen Blattbewegungen in erster Linie untersucht werden. Die vorliegende Arbeit bietet nun einen Versuch dar, diese Bewegungen vom physikalisch-chemischen Standpunkt aus zu betrachten und zu erklären.

Bei der Erforschung des Mechanismus der Schlafbewegungen beschränkte man sich bis jetzt auf die Beantwortung der Frage, ob der Beleuchtungswechsel eine Expansionskraftänderung der Gelenkgewebe herbeiführt, und ob diese Änderung in verschiedenen Gelenkteilen „gleichsinnig" und mit gleicher Geschwindigkeit stattfindet. Obgleich diese Frage schon längst von Pfeffer beantwortet ist, wurde dieselbe jedoch in den letzten zehn Jahren von Seiten mancher Forscher, welche Bedenken über die Befunde Pfeffers trugen, von neuem aufgerollt. Diese Frage wollen auch wir in erster Linie betrachten und zu beantworten versuchen.

---

[1]) Abhandl. d. math.-phys. Kl. d. Kgl. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. Bd. XXX 1907. No. III.

I. Expansionsänderung des Blattgelenkgewebes beim Beleuchtungswechsel.

In Übereinstimmung mit den Angaben von Bert[1]) und Millardet[2]) zeigten bekanntlich die früheren Untersuchungen Pfeffers[3]), daß Verdunklung eine Steigerung der Expansionskraft in den beiden Gelenkhälften der sich bewegenden Blätter hervorruft. Dieses Versuchsergebnis Pfeffers wurde aber von Schwendener[4]) und Jost[5]) bestritten, indem die letzteren eine verschiedenartige Reaktion der oberen und unteren Gelenkhälften beobachtet zu haben behaupteten.

Da, wie Pfeffer feststellte, die Nachwirkungen der täglichen Schlafbewegungen von einer verschiedenartigen Expansionsänderung in den Gelenkhälften begleitet werden, meinte Schwendener, daß auch die Schlafbewegungen selbst durch gleiche Expansionsänderungen zustande gebracht werden müßten. Doch widersprach diese Meinung der Tatsache, daß die Biegungsfestigkeit der Gelenke bei Nachwirkungen beständig bleibt, während sie sich beim Übergehen der Pflanze in die Schlafstellung infolge des Beleuchtungswechsels bedeutend vergrößert.[6]) Daher sah sich Schwendener veranlaßt, zu beweisen, daß die Biegungsfestigkeit auch bei den eigentlichen Schlafbewegungen unverändert bleibt, und stellte Versuche mit *Mimosa pudica* an, um die Beobachtungen von Brücke und Pfeffer hinfällig zu machen. Doch wurden in den Versuchen Schwendeners die Pflanzen vor der Bestimmung der Biegungsfestigkeit chloroformiert (p. 250), und dürften sich daher die Schlüsse des Verfassers nicht auf die normale Pflanze beziehen. Was nun seine Versuche mit den operierten Gelenken von *Mimosa* anbelangt, so könnten sich abends die Blätter auch deshalb senken, weil die sekundären Blattstiele in den Versuchen Schwendeners frei waren, und, indem sie sich abends einander näherten, das statische Moment der Blätter vergrößerten.[7]). Die Expansionserhöhung in der unteren Gelenkhälfte ist am Abend zu gering, um der entstandenen Kraftvergrößerung zu widerstehen.

Die Versuche Josts wurden ausschließlich an den Pflanzen mit operierten Gelenken angestellt. Der Verfasser empfiehlt *Desmodium gyrans* als eine Pflanze, welche sich zum Beweise der Hinfälligkeit der Pfefferschen Ansicht am besten eignet. Zum Schlusse gibt jedoch Jost zu, daß weder seine Versuche noch die Versuche Schwendeners die Beobachtungen Pfeffers hinfällig machen konnten.[8]) An anderer Stelle, nachdem Jost die die Er-

---

[1]) Recherches s. l. mouvem. d. l. sentitive. 2. mém. d. l. soc. d. sc. Bordeaux. 1870.

[2]) Nouv. rech. s. l. périodicité de la tension. 1869.

[3]) Periodische Bewegungen der Blattorgane. 1875.

[4]) Die Gelenkpolster v. *Mimosa pudica*. (Sitzb. d. Berl. Akad. 1897. p. 228.) Die Gelenkpolster v. *Phaseolus* u. *Oxalis*. (Ibid. 1898. p. 176.)

[5]) Jahrbücher f. wiss. Botan. Bd. 31. S. 369 u. Botan. Ztg. 1897. S. 17.

[6]) Brücke, Müllers Arch. f. Anat. u. Physiol. 1848. p. 434.

[7]) Pfeffer, l. c. p. 73 u. ff.

[8]) Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 31. S. 376.

gebnisse Pfeffers bestätigende Arbeit von Pantanelli referierte, äußerte er sich sogar in dem Sinne, daß sich die Operationsversuche überhaupt zur Entscheidung der Frage nicht eignen, weil bei der Operation die spezifische Reizbarkeit der Gelenkhälften aufhören soll und dieselben wie gewöhnliche Gewebe zu reagieren anfangen (?).[1])

Einige Jahre später erschien die Arbeit von Wiedersheim [2]), in welcher der Verfasser durch Versuche, die nach der Methode Pfeffers und unter seiner Leitung an *Phaseolus* und *Mimosa* ausgeführt waren, die Angaben von Pfeffer bestätigt und außerdem darauf hinweist, daß die entgegengesetzten Ergebnisse von Schwendener und Jost auf eine nicht genügend vollständige Entfernung der oberen (resp. unteren) Gelenkhälften zurückzuführen sind. In der Tat führten die Versuche Wiedersheims, in denen ein solches Abschneiden der Gelenkhälften vorgenommen wurde, zu den gleichen Ergebnissen, wie sie Schwendener und Jost erhalten hatten. Doch sanken die Blätter von *Phaseolus,* an denen die obere Gelenkhälfte entfernt worden war, auch in den Versuchen Wiedersheims bei einem Drittel der Pflanzenzahl am Abend (l. c. p. 273); mir scheint die vom Verfasser angeführte Erklärung dieser Tatsache (l. c. p. 264) nicht genügend zu sein. Um den Mechanismus der photonastischen Blattbewegungen aufzudecken, würde man also vor allem zu prüfen haben, ob die beiden Gelenkhälften gleichartig auf Verdunkelung reagieren. Leider ist man bei dieser Prüfung fast ausschließlich auf Operationsversuche angewiesen; nur in einem Falle, an *Mimosa,* kann man eine andere Methode verwenden.

Nach Verdunkelung erheben sich bekanntlich die Hauptblattstiele von *Mimosa pudica,* um, wie wir später sehen werden, nach Erreichung der höchsten Lage allmählich auf die Ausgangslage zurückzusinken. Wenn nun die Blattstiele zunächst im Hellen und dann im Dunkeln, nachdem sie in ihre Ausgangslage zurückgekommen sind, gereizt werden, sind die Senkungswinkel im Dunkeln stets größer als im Hellen. Da die untere Gelenkhälfte nach der Reizung ihre Turgeszenz einbüßt, so zeigt der Versuch, daß die obere Gelenkhälfte im Dunkeln an Expansionskraft zunimmt, und, da trotz dieser Expansionszunahme sich die Blattstiele nach Verdunkelung während der ersten 1—2 Stunden erheben, so wird aus demselben Versuch klar, daß sich auch die Expansionskraft der unteren Gelenkhälfte nach Verdunkelung vergrößert. Zur Demonstration des Gesagten mag hier ein Beispiel eines der ausgeführten Versuche, welche gleiche Resultate gaben, angeführt werden.

Die Senkungswinkel wurden in diesem, so wie auch in allen übrigen Versuchen, welche in dieser Arbeit beschrieben werden, an einem Gradbogen, der am Stengel befestigt wurde und dessen Oberfläche mit der Bewegungsebene des Blattstiels zusammenfiel, abgelesen.

---

[1]) Bot. Ztg. 1901. Abt. II. S. 123.
[2]) Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 40. S. 230.

Um 8 Uhr vormittags war der Winkel zwischen dem Stengel und dem Blattstiele $a = 122^{0}$. Nach der Reizung $a = 62^{0}$. Der Senkungswinkel war also 60^{0}. Die Pflanze wurde alsdann verdunkelt. Um 10 Uhr vormittags $a = 145^{0}$. Um 11 Uhr vormittags $a = 122^{0}$. Nach der Reizung $a = 52^{0}$. Der Senkungswinkel ist jetzt also gleich 70^{0}. Danach wurde die Pflanze ins Helle gebracht. Um 12 Uhr $a = 120^{0}$. Nach der Reizung ist wieder $a = 62^{0}$. Der Senkungswinkel ist also 58^{0} gleich.

Wenden wir uns jetzt den Operationsversuchen zu. Mit Jost könnte man in Bezug auf die Unbrauchbarkeit derselben kaum einverstanden sein: wenn das Abschneiden einer der Gelenkhälften das Verschwinden der spezifischen Gelenkreizbarkeit verursachen würde, so wäre es ganz unbegreiflich, weshalb nur ein vollständigeres Abschneiden, wie es in den Versuchen Wiedersheims geschah, dieses Verschwinden zur Folge hatte. Die richtig angestellten Operationsversuche haben also, meiner Meinung nach, eine große Bedeutung für die Entscheidung der oben aufgestellten Frage. Daher fand ich mich veranlaßt, eine Reihe von Versuchen, in welchen von den nach der Operation stattfindenden Blattbewegungen auf die Expansionsänderung der operierten Gelenke geschlossen wurde, anzustellen.

Zunächst sei darauf aufmerksam gemacht, daß die Operationsversuche bei *Phaseolus* nur an intakten Pflanzen ausgeführt werden dürfen, weil die abgeschnittenen Blätter zu stark Wasser einsaugen und die Gelenkhälften ihre größte Krümmung schon im Hellen erfahren. In den unteren Hälften kann dabei sogar die Elastizitätsgrenze der Zellwände überschritten werden[1]). Aus demselben Grunde ist es auch nicht zu empfehlen, die operierten Blätter von *Phaseolus* in einer mit Wasserdampf gesättigten Atmosphäre zu beobachten. Das Gesagte bezieht sich übrigens nicht auf die anderen von mir untersuchten Pflanzen (*Desmodium gyrans* und *Mimosa pudica*).

Andererseits passen für die Operationsversuche nur die Blätter, deren Wachstum schon aufgehört hat, weil die Gefäßbündelstränge sonst zu elastisch sind. Bei *Phaseolus* sollen außerdem die seitlichen Teile der Blattlamina vorher abgeschnitten werden, weil unter der Last des ganzen Blatts die obere Gelenkhälfte öfters zu weit ausgedehnt wird und man nach Verdunklung, infolge der erhöhten Biegungsfestigkeit, eine Blatthebung beobachtet..

Weiter ist bei der Ausführung der Operationsversuche daran zu denken, daß die Blattbewegungen durch Accumulation der Nachwirkungsbewegungen und der infolge der paratomischen Wirkung des Beleuchtungswechsels entstehenden Bewegungen zustande kommen. Die ersteren werden aber von einer verschiedenartigen Expansionsänderung in den verschiedenen Gelenkhälften begleitet.

---

[1]) Man sehe auch meinen Aufsatz in Ber. d. D. Bot. Gesellsch. Bd. XXVI a. 1908. H. 3. p. 235. Es handelt sich gewiß nur um die von mir gemachten Versuche, wo die Dimensionsänderung der Gelenkhälften nach dem Bewegungswinkel des Blattes bemessen wurde. Die Dynamometermethode, welche Pfeffer gebrauchte, ist in dieser Beziehung besser.

Diejenigen Versuche also, welche zur Prüfung der Angaben Pfeffers bestimmt sind, müssen daher nur zu einer Zeit vorgenommen werden, in welcher die Nachwirkungsbewegung noch nicht imstande ist, die Expansionszunahme der betreffenden Gelenkhälften zu bewältigen und in Expansionsabnahme zu verwandeln.[1])

Die beste Zeit zur Ausführung der Versuche sind Vormittagsstunden im Sommer. Meine zu dieser Zeit angestellten Versuche an *Phaseolus*, *Desmodium gyrans* und dem Hauptblattstiele von *Mimosa pudica*, bei welchen die oben erwähnten Maßregeln getroffen waren, zeigten, daß nach einer vollständigen Entfernung der oberen Gelenkhälften bei den zwei ersteren Pflanzen und der unteren Hälfte bei *Mimosa* Verdunkelung eine Blattbewegung, welche stets der normalen Bewegung oder dieser der Blätter, an welchen untere und bei *Mimosa* obere Gelenkhälften entfernt waren, entgegengesetzt ist (d. h. eine Hebung bei den zwei ersteren und Senkung bei der letzteren Pflanze), hervorruft. Die Versuche, welche am Abend ausgeführt wurden, gaben dagegen infolge der oben erwähnten Umstände manchmal unklare Resultate *(Desmodium gyrans)*. Doch hoben sich die Blattstiele von *Mimosa pudica* (die sekundären Blattstiele waren bandagiert) und die Blättchen der dreigeteilten Blätter von *Phaseolus*, an welchen die obere Gelenkhälfte vollständig entfernt war, stets am Abend.[2]) Daher nimmt die Expansionskraft der unteren Gelenkhälfte bei *Mimosa* und *Phaseolus* auch in der Dämmerung zu, wenn auch bei *Mimosa* nicht so stark wie nach Verdunklung am Tage.

Zur Demonstration des Gesagten führe ich meine Versuche mit *Desmodium gyrans* an.

Die Blattgelenke von *Desmodium gyrans* sind bekanntlich stark gebogen, da ihre unteren Hälften in der Richtung zum Erdboden stark konvex und ihre oberen Hälften konkav sind. Es ist daher ziemlich schwierig, die obere Gelenkhälfte vollständig (also auch die seitlichen Teile derselben) zu entfernen, ohne das Gelenk zu durchschneiden.[3]) Wenn aber die Operation gut gelungen ist, bestätigt der Versuch stets die Ergebnisse Pfeffers.

In meinen Versuchen, deren Resultate in der folgenden Tabelle zusammengestellt sind, wurde die Schnittoberfläche mit Vaselin gestrichen (Jost bediente sich des Guttapertschelacks, der möglicherweise giftig ist) und die Pflanze unter eine Glasglocke, die von Innen mit nassem Fließpapier belegt war, gestellt. In der Tabelle sind die Winkel zwischen Blattspreiten und Hauptblatt-

---

[1]) Durch diese Umwandlung wird wahrscheinlich auch die von Wiedersheim beobachtete Tatsache der Blattsenkung trotz der Entfernung der oberen Hälfte (s. o.) erklärt. Daß die Blattsenkung von 12 Uhr mittags bis zur Dämmerung durch die Nachwirkung verursacht wurde, erhellt sich aus der Tabelle Wiedersheims (p. 274): die Biegungsfestigkeit variierte nach 12 Uhr nur sehr unbedeutend trotz der Blattsenkung. Die Versuche von Wiedersheim (mit Verdunklung) wurden aber gerade nachmittags ausgeführt.

[2]) Selbstverständlich werden hierfür nur die Beobachtungen der zwei ersten Tage nach der Operation berücksichtigt.

[3]) Es ist nun begreiflich, warum sich gerade *Desmodium gyrans* zum Beweise der Angaben Pfeffers am schlechtesten eignet.

stielen angegeben. An fünf Blättern wurden obere Gelenkhälften vollständig entfernt — Operation nach Pfeffer[1]) —; an fünf anderen Blättern wurde die Operation nach Schwendener gemacht (d. h. der Schnitt ging nur bis in die Nähe des Gefäßbündels), und schließlich wurden noch fünf Blätter unversehrt gelassen. Um 8 Uhr morgens wurde die erste Beobachtung gemacht: die Pflanze wurde darnach verdunkelt und um 10 Uhr die zweite Beobachtung gemacht. Darnach wurde die Pflanze wieder beleuchtet und blieb bis 12 Uhr mittags im zerstreuten Sonnenlicht (dritte Beobachtung), um dann wieder verdunkelt zu werden. Im Finstern blieb sie darnach bis 2 Uhr nachmittags (vierte Beobachtung).

Tabelle I.

Änderung des durch die Blattspreite und den Blattstiel gebildeten Winkels von *Desmodium gyrans* beim Beleuchtungswechsel. Temp. = 18—20° C.

Operationsmethode	nach Schwendener in °					nach Pfeffer in °					nicht operiert in °				
Blätter No.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
8 U. vorm. Licht	120	130	112	115	132	98	95	125	80	105	140	125	130	132	120
10 U. vorm. Dunkel	110	115	105	108	118	110	110	135	95	118	115	120	110	120	105
12 U. Licht	120	130	113	116	131	99	94	124	80	106	140	125	129	132	121
2 U. nachm. Dunkel	109	113	102	107	116	105	108	131	93	116	116	118	110	120	104

Die nach Schwendener operierten und die nicht operierten Blätter sanken also nach Verdunkelung, während sich die nach Pfeffer operierten dabei erhoben.

Noch überzeugender sind die Operationsversuche, in welchen die Biegungsfestigkeit der Gelenkhälften im Hellen und Dunkeln bestimmt wurde. Dieselbe war in allen Versuchen im Dunkeln stets größer als im Hellen, unabhängig davon, ob die obere oder untere Gelenkhälfte vorher entfernt war. Ich führe hier einen meiner Versuche mit dreigeteilten Blättern von *Phaseolus vulgaris* (var. tausend für eine), deren Blättchen ausgezeichnete Bewegungen ausführten, an.

Außer den Winkeldifferenzen, welche die Biegungsfähigkeit (also eine der Biegungsfestigkeit umgekehrte Größe) ausdrücken, sind in der Tabelle auch die Winkel selbst zwischen den Glasnadeln angegeben, von welchen die eine längs der Blättchenhauptrippe befestigt, und die andere entweder von unten aus zwischen die Gelenke in den Blattstiel gestochen (Fall Seitenblättchen) oder an dessen Stiel befestigt wurde (Fall Mittelblättchen). An die erstere Nadel wurde meistenteils eine Wachskugel angeklebt, um die Winkeldifferenz bei Bestimmung der Biegungsfestigkeit größer zu machen. Die Temperatur variierte im Versuchszimmer von 20—22° C.

[1]) In Bezug auf die Ausführung des Abschneidens wird auf den Aufsatz Wiedersheims hingewiesen.

Tabelle II.

Unter α sind die erwähnten nach unten offenen Winkel, welche die Blattbewegung anzeigen, und unter $\alpha_1-\alpha_2$ Winkeldifferenzen bei aufrechter und umgekehrter Pflanzenstellung und horizontalen Lamina angegeben.

Blättchen No.		I		II		III		IV		V	
Belassen wurden		unt. Gelenkhälften				obere Gelenkhälften				beiden Hälften	
Daten	Uhr, Beleuchtung	α	α_1-α_2	α	α_1-α_2	α	α_1-α_2	α	α_1-α_2	α	α-$_1\alpha_2$
26.VII.	11 U. vorm., hell .	87	34	165	29	30	37	25	30	84	36
	10 U. nachm., dunkel	118	10	200	16	20	23	15	19	36	15
27.VII.	10 U. vorm., hell .	93	29	175	26	28	30	23	28	75	32
	11 U. vorm., hell .	95	28	175	—	27	29	—	—	—	—
	die Pflanzen wurden verdunkelt										
	12½ U. mittags, dunkel	108	18	190	19	22	23	18	20	61	21
	wieder erhellt										
	2 U. nachm., hell .	100	24	182	24	26	27	22	25	70	28
	10 U. nachm., dunkel	120	7	198	19	18	21	17	20	35	19
28.VII.	10 U. vorm., hell .	95	30	180	24	30	34	23	28	75	29

Wir kommen also zu dem Schlusse, daß die Angaben Pfeffers, welche eine gleichsinnige Reaktion der beiden Gelenkhälften auf Beleuchtungswechsel feststellen, gerechtfertigt sind. Verdunkelung ruft eine Expansionszunahme in beiden Gelenkhälften hervor.

II. Nächste Ursache der Dimensionsänderung der Gelenkhälften nach Verdunklung.

In jedem turgeszenten Gewebe haben wir es vom mechanischen Standpunkte aus betrachtet mit einer Gleichgewichtserscheinung zu tun. Die Kräfte, welche dieses Gleichgewicht bedingen, sind der Turgordruck[1]), die Spannungskraft der Zellwände und der Außendruck, falls ein solcher überhaupt vorhanden ist. Durch Veränderung einer oder einiger dieser Kräfte wird das Gleichgewicht verschoben und es resultiert eine an der Zellwand haftende Kraft, welche die Zellwand in Bewegung versetzt und Zellen und Gewebe ihre Dimensionen zu ändern treibt, bis ein neues Gleichgewicht erreicht ist. Diese Dimensionsänderung wird selbstverständlich durch eine Aufsaugung resp. Ausstoßung von Wasser begleitet, weil eine der wirkenden Kräfte der osmotische Druck ist, der durch Wasseraufsaugung unterhalten wird.

Wenden wir uns jetzt der Aufdeckung der nächsten Ursache der Dimensionsänderungen, welche Gelenkhälften nach dem Beleuchtungswechsel erfahren, zu.

[1]) In Bezug auf die Nomenklatur verweise ich auf meinen Aufsatz in Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch. Bd. XXVI a. 1908. Heft 3. S. 198.

Im Paragraph I wurde festgestellt, daß Verdunkelung eine Volumvergrößerung der beiden antagonistischen Gelenkhälften hervorruft und daher eine Gleichgewichtsverschiebung, welche von der Entstehung nach außen wirkender Kräfte begleitet wird, verursacht. Um den Mechanismus dieser photonastischen Volumvergrößerung zu erklären, hätten wir also vor allem zu entscheiden, welche von den in den Gelenkhälften wirkenden Kräften dabei geändert wird.

An eine wesentliche durch Verdunkelung verursachte Änderung des Außendruckes, der in separierten Gelenkhälften aus der Spannungskraft der Epidermis und des Gefäßbündelstrangs besteht, ist nicht zu denken, weil die Epidermis zu dünn und elastisch ist, und die Festigkeit des Gefäßbündelstranges nicht durch lebende Elemente, welche eine Änderung unter dem Einfluß des Beleuchtungswechsels erfahren könnten, bedingt wird. Das Gleichgewicht kann also bei Verdunkelung nur durch eine Änderung der Spannungskraft der Zellwände und des Turgordruckes des Gelenkparenchyms verschoben werden.

Pfeffer scheint die Ansicht, daß Verdunkelung eine Turgordruckvergrößerung hervorruft, für die wahrscheinlichste zu halten.[1]) Doch konnte Hilburg keine Änderung der Saftkonzentration der Gelenkzellen beim Beleuchtungswechsel bemerken.[2]) Und wenn auch vor kurzem Kerstan[3]) das Gegenteil behauptete, so wäre hierbei doch nicht zu vergessen, daß derselbe die Kontraktion, welche die Zellen bei der Plasmolyse, bevor sich der Plasmakörper von der Membran abhebt, erfahren, nicht berücksichtigte.[4]) Daß aber diese Kontraktion sehr erheblich ist, wurde vor kurzem von mir gezeigt,[5]) und außerdem ist es durch die Untersuchungen Pfeffers bekannt, daß die oberen Gelenkhälften von *Phaseolus* bei Verdunkelung eine erhebliche Volumvergrößerung erfahren. So würde diese Vergrößerung bei Bewegungswinkeln, wie sie Kerstan beobachtete (100°), wenigstens 40% betragen;[6]) die Salpeterwerterhöhung überstieg aber in seinen Versuchen niemals 40% der anfänglichen Größe (l. c. S. 200). Die Saftkonzentration der turgeszenten Gelenkzellen war also am Abend auch in den Versuchen Kerstans nicht größer als am Tage.

Die Ergebnisse, welche Kerstan erhielt, widersprechen weiter der seit der ersten Arbeit Pfeffers bekannten Tatsache, daß nach Verdunkelung alle Gelenkteile (also auch die Seitenteile) an Turgorkraft zunehmen, während Kerstan keine Änderung der Saftkonzentration der Seitenteile und eine Verminderung derselben in der unteren Gelenkhälfte beobachtete.

Um die Sache klarzulegen, stellte ich Versuche mit primären Blättern von *Phaseolus vulgaris* var. Tausend für eine an, die be-

---

[1]) Pflanzenphysiologie. II. Aufl. 1901—4. S. 116.

[2]) Untersuch. a. d. bot. Inst. zu Tübingen. Bd. I. 1881. S. 28.

[3]) Beiträge zur Biologie d. Pflanzen (hrsg. v. Cohn). Bd. IX. 1907. Heft II. S. 200.

[4]) l. c. S. 166.

[5]) Berichte d. Deutsch. Bot. Gesellsch. Bd. XXVI a. 1908. Heft 3. S. 235.

[6]) Pfeffer, Period. Bewegungen. 1875. S. 5 u. Anm.

kanntlich sehr gute Schlafbewegungen aufweisen (Pfeffer). Diese Versuche bestätigten die Angaben Kerstans insofern, daß sich der Salpeterwert (d. h. die Konzentration der Salpeterlösung, welche eine eben beginnende Plasmolyse hervorruft) der oberen Gelenkhälfte abends erhöht, diejenige der unteren Hälfte sich aber vermindert. Diese Änderung des Salpeterwertes wird aber ausschließlich bei langsam verlaufenden Krümmungen, also am Abend, und nicht nach Verdunkelung am Tage beobachtet,[1]) und durch Wanderung der im Zellsaft gelösten Stoffe verursacht. Das letztere wurde auch von Kerstan vermutet und wird dadurch bewiesen, daß die Salpeterveränderung in meinen Versuchen auch abends und trotz der stattgefundenen Krümmungen fehlte, wenn die untere Gelenkhälfte und die beiden seitlichen Teile der oberen Hälfte entweder entfernt oder vom oberen Gelenkviertel durch Wachspapier abgesondert waren. Weiter zeigten die Versuche, daß die abendliche Erhöhung des Salpeterwertes in der oberen Gelenkhälfte und die Erniedrigung desselben in der unteren nicht durch Verdunkelung, sondern durch ein zu langes Verbleiben des Gelenkes in gekrümmter Lage bedingt wird. Verhindert man mit einer passenden Einrichtung das Gelenk an der Krümmung, so läßt sich eine Änderung des Salpeterwertes auch am Abend nicht beobachten.

Bei allen mitgeteilten Versuchen wurde die Methode von Hilburg und Kerstan angewandt, d. h. die Konzentrationen wurden an Gelenken der zwei gegenüberstehenden Blätter verglichen. Diese Methode läßt aber begreiflicherweise nur die Konzentrationsänderungen, welche nicht 0,5 % Salpeter übersteigen, konstatieren. Um auch die kleinsten Salpeterwertänderungen beobachten zu können, wurde von mir die Saftkonzentration im Hellen und Dunkeln an ein und demselben Gelenke anderweitiger Objekte (dreigeteilte Blätter von *Phaseolus multiflorus* und Blattstiele von *Mimosa pudica*) bestimmt. Zu diesem Zwecke wurde das betreffende Gelenk am Tage mittelst eines Mikrotoms[2]) in 0,08 mm dicke Querschnitte aber nur bis zur Mitte seiner Länge zerlegt und wurden die Schnitte sofort plasmolysiert (die plasmolysierenden Lösungen befanden sich in kleinen Zylindergläschen mit Korkverschluß und unterschieden sich voneinander um 0,2 % Kalisalpeter; der mittlere für 10 solcher Schnitte bestimmte Salpeterwert der betreffenden Gelenkviertel konnte also bis zu einer Genauigkeit von 0,1 % Salpeter festgestellt werden). Die vom Mikrotomschneiden zurückgebliebene Gelenkhälfte mit dem Blattstiele wurde in feuchter Atmosphäre gehalten und entweder sofort oder nach einigen Stunden verdunkelt. Die Verdunkelung dauerte gewöhnlich 2 Stunden. Danach wurde auch diese Hälfte (also der Gelenkkrüppel), die ihre Fähigkeit, auf Verdunkelung zu reagieren, nicht verloren hatte, in Querschnitte zerlegt und die letzteren plasmolysiert (das ganze Verfahren wurde im dunklen Zimmer ausgeführt). Die Untersuchung zeigte, daß sich der Salpeterwert der oberen

[1]) Dadurch wird der Widerspruch in den Angaben Hilburgs und Kerstans begreiflich.

[2]) S. meinen Aufsatz in Ber. d. D. Bot. Gesellsch. Bd. XXXVIa. 1908. H. 3. S. 234.

Gelenkhälften nach Verdunkelung etwa um $^1/_{50}$—$^1/_{25}$ ihrer Größe vermehrte, und daß sich die Saftkonzentration der turgeszenten Zellen dagegen dabei sogar verminderte, weil die stattgefundene Volumenvergrößerung der oberen Hälften bedeutender war.

Nach all dem Gesagten scheint es mir klar zu sein, daß die Dimensionsänderung der Gelenke sowie auch der einzelnen Gelenkhälften nach Verdunkelung nicht durch eine Konzentrationsänderung des Zellsafts bedingt wird, und daß die langsame Wanderung der gelösten Stoffe von einer Gelenkhälfte zur anderen erst dann anfängt, wenn sich die Saftkonzentration infolge der Dimensionsänderung und der sie begleitenden Wasseraufsaugung (resp. Ausstoßung) geändert hat. Solch eine Wanderung der im Zellsaft gelösten Stoffe nach der Seite der schwächeren Konzentration [1]) erscheint uns ganz begreiflich, wenn wir uns der außerordentlich großen Permeabilität der Plasmamembran der Gelenkzellen für diese Stoffe erinnern [2]). Dank der großen Permeabilität wird somit in allen Gelenkteilen eine annähernd gleiche Saftkonzentration unterhalten [3]).

Wenn also die Ursache der Dimensionsänderung der Gelenkzellen beim Beleuchtungswechsel nicht in einer Konzentrationsänderung des Zellsafts liegt, so dürfte sie vielleicht auch überhaupt nicht in einer Turgordruckänderung, sondern in einer Variation der mechanischen Eigenschaften der Zellwände (also der Spannungskraft) bestehen. Daß eine solche unwahrscheinlich ist, wurde von mehreren Forschern ausgesprochen, daß aber diese Variation an den photonastischen Bewegungen auch in Wirklichkeit keinen Anteil nimmt, wurde noch von niemand bewiesen.

Durch Brücke ist bekannt, daß die Biegungsfestigkeit der Blattgelenke nach Verdunkelung zunimmt. Durch die folgenden Versuche, welche nur zwei Beispiele von mehreren von mir angestellten Versuchen, die zum gleichen Schlusse führten, darstellen, soll nun geprüft werden, ob die mechanischen Eigenschaften der Zellwände bei diesem Vorgang unverändert bleiben.

Die Vorversuche zeigten, daß die Blattgelenke von *Phaseolus vulgaris*, welche mit Salpeter plasmolysiert waren, und nach dem Einlegen der Blätter in Wasser den Turgordruck ihrer Zellen wieder herstellten, die Fähigkeit, auf Beleuchtungswechsel zu reagieren, nicht verloren; daher konnte man durch Bestimmung der Biegungsfestigkeit der plasmolysierten Gelenke entscheiden, ob die mechanischen Eigenschaften der Zellwände durch Verdunkelung geändert werden.

---

[1]) Aus den Untersuchungen Kerstans geht hervor, daß diese Wanderung stets vorkommt, unabhängig von der anfänglichen Ursache.

[2]) S. meine Aufsätze No. 28 u. 85 in Ber. d. D. Bot. Gesellsch. 1908. S. 232, 728 u. 733.

[3]) Wenn der Salpeterwert der unteren Gelenkhälfte manchmal (aber nicht stets, wie Kerstan meint) kleiner als derselbe der oberen gefunden wird, so ist auch die Turgordehnung (Nomenclatur s. in d. Aufsatz: Ber. d. D. Bot. Gesellsch. Bd. XXVI. 1908. S. 200) der unteren Hälfte größer als diejenigen der oberen.

Die Biegungsfestigkeit wurde in der Weise bestimmt, daß man mit einer Glasnadel mehrere Blattrippen dicht in der Nähe der Hauptrippe und dieser parallel durchstach, und eine andere dickere Glasnadel ins Gefäßbündelksylem des Blattstiels seiner Länge nach bis zum Gelenk einführte und mit weichem Zwirn befestigte, um nachher den Winkel zwischen den beiden Nadeln genauer zu bestimmen. Die Differenz zwischen den Winkeln in aufrechter und umgekehrter Blattstellung (siehe Anm. 6, S. 309) war in turgeszentem Zustande zu klein, daher wurde in diesem Falle an die erstere Nadel stets eine Wachskugel befestigt.

I. Versuch. Das betreffende Blatt wurde um 8 Uhr früh in eine 8 %-Kalisalpeterlösung gebracht und blieb so lange in dieser, bis sich die Biegungsfestigkeit des Gelenkes nicht mehr änderte (ungefähr 2 Stunden). Die Winkel (keine Wachskugel) waren: In aufrechter Stellung $\alpha_1 = 59^0$, in umgekehrter Stellung $\alpha_2 = 87^0$; Differenz $\alpha_2 - \alpha_1 = 28^0$. Danach wurde das Blatt gewaschen und ins Wasser getaucht; nach 2 Stunden wurde es herausgenommen, mit Fließpapier abgetrocknet und mit dem Blattstiele in ein Fläschchen, das mit Wasser gefüllt war, gestellt, wo es so lange verblieb, bis die Biegungsfestigkeit des Gelenkes beständig wurde (ungefähr $1^1/_2$ Stunde). Die Winkel (die Wachskugel angesetzt) waren: In aufrechter Stellung $\alpha_1 = 60^0$, in umgekehrter Stellung $\alpha_2 = 104^0$, die Differenz $\alpha_2 - \alpha_1 = 44^0$. Das Blatt wurde alsdann ins Dunkle gebracht. Nach $^1/_2$ Stunde waren die Winkel $\alpha_1 = 69^0$ und $\alpha_2 = 106^0$, Differenz $\alpha_2 - \alpha_1 = 37^0$; nach 1 Stunde waren $\alpha_1 = 70^0$, $\alpha_2 = 107^0$, Differenz $\alpha_2 - \alpha_1 = 37^0$; nach $1^1/_2$ Stunden waren $\alpha_1 = 67^0$, $\alpha_2 = 104^0$, Differenz $\alpha_2 - \alpha_1 = 37^0$. Alsdann wurde das Blatt wieder ins Helle gebracht. Nach 1 Stunde waren $\alpha_1 = 58^0$, $\alpha_2 = 102^0$, Differenz $\alpha_2 - \alpha_1 = 44^0$. Das Blatt wurde wieder ins Dunkle gebracht. Nach 1 Stunde waren $\alpha_1 = 64^0$, $\alpha_2 = 100^0$, Differenz $\alpha_2 - \alpha_1 = 36^0$. Darnach wurde das Blatt im Dunkeln plasmolysiert. Die Winkel (keine Wachskugel angesetzt) waren $\alpha_1 = 85^0$, $\alpha_2 = 114^0$, Differenz $\alpha_2 - \alpha_1 = 29^0$.

II. Versuch. Das gleiche Verfahren wie in Versuch I. Nach der Plasmolyse im Hellen war die Differenz $\alpha_2 - \alpha_1 = 69^0$. Nach der Herstellung des turgeszenten Zustandes war die Differenz im Hellen $\alpha_2 - \alpha_1 = 58^0$, im Dunkeln $\alpha_2 - \alpha_1 = 40^0$. Nach der Plasmolyse im Dunkeln war die Differenz $\alpha_2 - \alpha_1 = 70^0$.

Man ersieht also aus den angeführten Versuchsbeispielen, daß die Vergrößerung der Biegungsfestigkeit der Gelenke nach Verdunkelung nicht durch eine Änderung der mechanischen Eigenschaften der Zellwände bedingt wird. Daß aber auch die Dimensionsänderung der Gelenkhälften in Operationsversuchen nicht durch diese verursacht wird, zeigen die folgenden Beispiele der von mir mit dreigeteilten Blättern von *Phaseolus multiflorus* gemachten Versuche.

I. Versuch. Die obere Gelenkhälfte des Blättchens wurde um 8 Uhr morgens entfernt und dieses mit einer 7 %-Salpeterlösung plasmolysiert. Die Biegungsfestigkeit wurde in der oben angegebenen Weise bestimmt und es ergab sich: die Differenz im

Hellen $\alpha_2 - \alpha_1 = 147^0$. Darnach wurde das Blättchen in Wasser, und darauf in eine mit Wasserdampf gesättigte Atmosphäre gebracht. Nach der Herstellung des turgeszenten Zustandes bewegte sich das Blättchen wie gewöhnlich (also abends Hebung). Um 10 Uhr abends wurde das Blättchen nochmals plasmolysiert und die Biegungsfestigkeit bestimmt. Es ergab sich, daß die Differenz $\alpha_2 - \alpha_1 = 151^0$ war.

II. Versuch. Die untere Gelenkhälfte des Blättchens wurde morgens entfernt und das Blättchen plasmolysiert. Die Differenz $\alpha_2 - \alpha_1 = 185^0$. Nach der Herstellung des turgeszenten Zustandes bewegte sich das Blättchen wie gewöhnlich (also abends Senkung). Am Abend wurde es nochmals plasmolysiert. Die Differenz $\alpha_2 - \alpha_1 = 191^0$.

Innerhalb der Fehlergrenze der Bestimmung der Biegungsfestigkeit bleiben also die mechanischen Eigenschaften der Zellwände der Gelenke im Hellen und im Dunkeln gleich, trotz der photonastischen Blattbewegung.

Wir kommen also zum Schlusse, daß das Gleichgewicht nach Verdunklung nicht durch eine Änderung der Spannungskraft der Zellwände verschoben wird. Die Dimensionsänderung der Gelenkhälften beim Beleuchtungswechsel kann demnach nur durch eine Turgordruckänderung verursacht werden.

III. Nächste Ursache der Turgordruckänderung in den Gelenkzellen beim Beleuchtungswechsel.

Zur Bestimmung der Turgordruckgröße begnügt man sich gewöhnlich mit der Feststellung der Salpeterkonzentration, welche dem Zellsaft isosmotisch ist. Vor kurzem wurde aber von mir [1]) darauf hingewiesen, daß man die gefundenen Konzentrationen stets auf die Permeabilität der Plasmahaut für den plasmolysierenden Stoff korrigieren sollte, besonders wenn man die Plasmolyse mit Salpeter ausführt, weil die Plasmapermeabilität für letzteren Stoff bekanntlich sehr bedeutend ist. Nachdem festgestellt wurde, daß die Dimensionsänderung der Gelenkhälften durch eine Turgordruckänderung bedingt wird, konnte man denken, daß die Versuche von Hilburg und die meinigen, welche den Zweck hatten, eine Konzentrationsänderung nach Verdunkelung beobachten zu können, deshalb mißlungen waren, weil die Permeabilität der Plasmahaut für Salpeter nicht berücksichtigt war. Doch wurde in meinem zitierten Aufsatze auch darauf hingewiesen, daß die Permeabilität der Plasmamembran der Gelenkzellen für Salpeter, welche uns hier ausschließlich interessiert, derjenigen für die im Zellsaft gelösten Stoffe annähernd gleich ist.[2]) Demnach kann die Permeabilitätsänderung der Plasma-

---

[1]) Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. XXVIa. 1908. Heft 3. S. 204 ff. u. 231 ff.

[2]) Die Konzentration des Zellsaftes der Gelenke bleibt in plasmolysierenden Salpeterlösungen unverändert; der mit Salpeter plasmolysierte Protoplast der Gelenkzellen behält sein Volumen bis zum Absterben der letzteren.

haut keinen Einfluß auf die gefundene Konzentration haben, und drückt die letztere die tatsächliche Konzentration des Zellsaftes aus. Die Schlüsse, welche im zweiten Paragraphen gemacht wurden, sind also berechtigt; die Turgordruckänderung wird nicht durch irgend eine Konzentrationsänderung bedingt.

Der Turgordruck wird bekanntlich[1]) außer dem osmotischen Drucke des Zellsafts vom Zentraldruck und osmotischen Druck der umgebenden Lösung zusammengesetzt. Doch kann die Änderung des Zentraldruckes in unserem Falle den Turgordruck nur unwesentlich beeinflussen; auch ist kein Grund vorhanden, an eine Änderung des osmotischen Druckes der umgebenden Lösung (hier die Lösung im Ksylem) zu denken.[2]) Wir müssen also einsehen, daß Verdunkelung den osmotischen Druck des Zellsaftes, aber nicht die Konzentration derselben ändert.

Vor nicht langer Zeit schien solch ein Schluß fast paradoxal zu sein, und war Hilburg[3]) sehr erstaunt, daß er keine Konzentrationsänderung bei der vermuteten Turgordruckänderung der Gelenkzellen beobachtete. Doch wissen wir jetzt,[4]) daß die Permeabilität der Plasmahaut für die im Zellsaft der Blattgelenke gelösten Stoffe sehr groß ist und einen sehr bedeutenden Einfluß auf den Turgordruck der betreffenden Zellen ausübt. Vor allem galt es also zu entscheiden, ob die Turgordruckänderung in den Gelenkzellen durch eine Permeabilitätsänderung der Plasmahaut verursacht wird.

Um diese Frage zu beantworten, gebrauchte ich drei verschiedene Methoden: die analytische, in welcher die aus den Gelenken im Hellen und Dunkeln extrahierten Stoffe einfach abgewogen wurden, die Methode der Konzentrationsverminderung der Gelenkzellen im Wasser[5]) und die der isolierten Koeffizienten von Salpeter,[6]) welche im Hellen, sowie auch im Dunkeln bestimmt wurden.

Die Versuche nach der ersteren Methode wurden in der folgenden Weise angestellt:

Am Abend vor dem Versuchstage wurden ungefähr 400 dreigeteilte Blätter von *Phaseolus multiflorus* von möglichst gleichem Alter abgeschnitten und in mit Wasser gefüllte Fläschchen gesteckt. Die eine Hälfte der Blätter wurde auf das Laboratoriumfenster, die andere ins dunkle Zimmer gestellt. Am nächsten Morgen wurden an allen Blättern die Blättchengelenke abgeschnitten und ins Wasser gebracht, wo sie ungefähr eine Stunde verblieben.[7]) Darnach wurden sie mit Fließpapier abgetrocknet und in vier Kristallisierschalen von geeigneter Größe in einer Schicht ausgebreitet; in die Schalen wurden nachher je 4 cm Newawasser[8]),

---

[1]) Aufs. No. 24. Ber. d. D. Botan. Gesellsch. 1908. S. 200—201.

[2]) S. auch meinen Aufs. No. 85 in Ber. d. D. Botan. Ges. 1908. S. 728.

[3]) Untersuch. a. d. bot. Inst. z. Tübingen. Bd. I. 1881. S. 40.

[4]) Aufs. No. 28. Ber. d. D. Botan. Gesellsch. 1908.

[5]) Aufs. No. 28. Ber. 1908. S. 235 ff.

[6]) Aufs. No. 24. S. 207 ff.

[7]) Dies war nötig, um die nachherige Aufsaugung von Wasser durch Gelenke zu vermeiden.

[8]) Newa, ein Fluß in Petersburg.

welches sich in Bezug auf die in demselben gelösten Stoffe vom destillierten Wasser in der Grenze der Fehler beim Abwägen nicht unterscheidet, hineingegossen. Die Schalen wurden alsdann mit Glasglocken, deren innere Wände mit nassem Fließpapier belegt waren, bedeckt. Alle diese Manipulationen wurden selbstverständlich entweder im Hellen oder im Dunkeln ausgeführt, je nachdem man die am Laboratoriumfenster oder die im dunklen Zimmer gewesenen Blätter untersuchte. Die Schalen mit den verdunkelten Gelenken wurden in schwarze Schachteln, welche außerdem mit schwarzem Tuch bedeckt wurden, gebracht, und alle vier Schalen auf dem Laboratoriumfenster im diffusen Tageslicht stehen gelassen. Die belichteten Schalen wurden auch von unten mit Hilfe eines Spiegels beleuchtet. Nach Verlauf von 7 Stunden (10 Uhr morgens bis 5 Uhr nachmittags) wurden die Flüssigkeitsproben aus den Schalen genommen, abgewogen, getrocknet (bei 115 ° C) und die Rückstände abgewogen. Die Gelenke wurden mit Fließpapier sorgfältig abgetrocknet und abgewogen. Die folgende Tabelle enthält die Ergebnisse, welche dabei erhalten wurden.[1])

Tabelle II.

Die Menge des die Gelenke umgebenden Wassers = 4 cm	Licht		Dunkel	
	I. Schale	II. Schale	III. Schale	IV. Schale
Gelenkgewicht	3,5834	3,0642	3,1202	3,8432
Gewicht des zur Analyse genommenen Wassers	1,7832	1,3425	1,6241	1,8340
Gewicht des erhaltenen festen Rückstandes	0,0094	0,0052	0,0046	0,0055
Gewicht der ins Wasser exosmierten Stoffe	0,0211	0,0156	0,0115	0,0119
Gewicht der aus einem Gramm der Gelenke exosmierten Stoffe	0,0059	0,0051	0,0037	0,0031

Aus den angeführten Versuchsergebnissen ersieht man, daß die aus einem Gramm der Gelenke exosmierte Stoffmenge im Hellen fast anderthalbmal so groß ist als im Dunkeln.

Wenden wir uns jetzt den zwei anderen Methoden zu.

Die Versuche, in welchen die Methode der Saftkonzentrationsverminderung der Gelenkzellen in Wasser zur Verwendung kam, wurden auf zweierlei Weise angestellt.

In den Versuchen ersterer Art wurden die betreffenden Gelenke der Blättchen der dreigeteilten Blätter von *Phaseolus multiflorus*

---

[1]) Die Untersuchung zeigte, daß der Versuch nur bei dem beschriebenen Verfahren gelingt. Man darf z. B. nicht die Gelenke in Gefäße mit geschliffenen Pfropfen zur Vermeidung der Verdunstung bringen, weil der Sauerstoffmangel im Dunkeln (im Hellen wird die ausgeschiedene Kohlensäure wieder assimiliert, und der Sauerstoff daher erneuert) eine Permeabilitätsvergrößerung hervorruft, und der Versuch gerade zum umgekehrten Schlusse führt.

oder Blattstiele von *Mimosa pudica,* welche sich in Tagesstellung befanden, mit Hilfe des Mikrotoms (s. S. 316) bis in die Nähe des Blattstiels in Querschnitte zerlegt und die letzteren in gleicher Anzahl in zwei mit Wasser gefüllte Gläschen auf ein horizontales seidenes Netz gebracht.[1]) Nach Verlauf von 25 Minuten[2]) wurden aus den beiden Gläschen je 6—8 Schnitte zur Salpeterwertbestimmung (erste Konzentration C_1) entnommen, und eines der Gläschen mit den übriggebliebenen Schnitten in die schwarze Schachtel, welche nachher mit schwarzem Tuch bedeckt wurde, gebracht. Das andere Gläschen blieb im diffusen Tageslicht. Nach Verlauf von 60—97 Minuten wurden auch die übrigen Schnitte aus den beiden Gläschen der Plasmolyse unterworfen, wobei die verdunkelten und belichteten Schnitte in zwei Reihen mit plasmolysierenden Lösungen gefüllten Zylindergläschen gebracht wurden (s. S. 316). Die mittleren für 6—10 Schnitte bestimmten Salpeterkonzentrationen sind in den folgenden Tabellen unter Litera C_2 angegeben.

In den Versuchen zweiter Art wurde das betreffende Gelenk mit dem Mikrotom nur bis zur Hälfte seiner Länge in Querschnitte zerlegt, welch letztere alsdann in Wasser gebracht wurden, um die Saftkonzentrationen nach Verlauf von 25 Minuten (erste Konzentration) und 60—97 Minuten (zweite Konzentration) zu bestimmen. Die am Blattstiele gebliebene Gelenkhälfte wurde in eine mit Wasserdampf gesättigte Atmosphäre gebracht, um erst abends verdunkelt (die Verdunkelung dauerte 2 Stunden) und im dunklen Zimmer (bei Kerzenbeleuchtung) in Querschnitte zerlegt zu werden. Diese Querschnitte wurden nun darauf aufs Netz im Gläschen (mit Wasser gefüllt), welches in die schwarze Schachtel gestellt wurde, gestellt. Dann folgte, wie vorher, die Konzentrationsbestimmung.

In den angeführten Tabellen bedeutet C_1 die erste nach 25 Minuten bestimmte Salpeterkonzentration, C_1' dieselbe Konzentration, auf die Volumverminderung der Zellen bei der Plasmolyse korrigiert;[3]) C_2 die zweite nach 60—97 Minuten bestimmte Konzentration, C_2' dieselbe Konzentration, auf Volumverminderung korrigiert; t die Dauer der Exosmose, welche die Konzentrationsverminderung von C_1' bis C_2' herbeiführte; a die der Plasmapermeabilität für im Zellsaft gelöste Stoffe proportionale Größe, welche $\frac{\lg n \frac{C_1'}{C_2'}}{t}$ gleich ist (siehe meinen Aufsatz in den Berichten No. 28, S. 234, Anm.). Die Versuche wurden im Juli ausgeführt.

---

[1]) Siehe meinen Aufsatz in Ber. d. D. Bot. Ges. 1908. No. 28. S. 234 u. 235.

[2]) In dem zitierten Aufsatze wurde darauf hingewiesen, daß sich öfters die Gelenkzellen nach dem Aufsaugen mit Wasser über die Elastizitätsgrenze ihrer Wände dehnen und die durch die Plasmolyse gefundenen Saftkonzentrationen daher nicht den Konzentrationen der Schnitte, welche noch nicht im Wasser waren, entsprechen. 25 Minuten reichen außerdem aus, um die unteren Gelenkhälften von *Mimosa pudica* in den ungereizten Zustand zurückzubringen.

[3]) Die nötigen Korrekturen sind in meinem zitierten Aufsatze zu finden (S. 235).

Tabelle III.

Die Blättchengelenke der dreigeteilten Blätter von *Phaseolus multiflorus*. Die 0,08 mm dicken Schnitte wurden um 4 Uhr 30 Min. nachm. in Wasser gebracht, ein Teil von ihnen um 4 Uhr 55 Min. in Salpeter. Um 5 Uhr 59 Min. wurden die übrigen Schnitte aus dem belichteten und verdunkelten Gläschen gleichzeitig in Salpeter gebracht. Temperatur 19° C.

	Gelenk-hälfte	C_1 in %	C_1' in %	C_2 in %	C_2' in %	t in Minut.	$\lg n \frac{C_1'}{C_2'}$	α der Permeabilität proportional.
Im Lichte	obere	3,2	2,3	2,4	1,9	64	0,191	0,0029
	untere	3,3	1,9	2,6	1,7	64	0,111	0,0017
Im Dunkeln	obere	3,2	2,3	2,9	2,2	64	0,044	0,0007
	untere	3,3	1,9	2,9	1,8	64	0,053	0,0008

Tabelle IV.

Phaseolus multiflorus. Die 0,08 mm dicken Schnitte wurden um 11 Uhr 27 Min. vorm. in Wasser gebracht, ein Teil von ihnen um 11 Uhr 52 Min. in Salpeter. Die übrigen Schnitte aus dem belichteten und verdunkelten Gläschen wurden um 1 Uhr 22 Min. gleichzeitig in Salpeter gebracht. Temperatur 20—21° C.

	Gelenk-hälfte	C_1 in %	C_1' in %	C_2 in %	C_2' in %	t in Minut.	$\lg n \frac{C_1'}{C_2'}$	α der Permeabilität proportional
Im Lichte	obere	2,9	2,1	1,5	1,2	90	0,578	0,0064
	untere	3,0	1,7	2,2	1,5	90	0,125	0,0014
Im Dunkeln	obere	2,9	2,1	1,9	1,5	90	0,336	0,0038
	untere	2,0	1,7	2,7	1,6	90	0,058	0,0006

Tabelle V.

Phaseolus multiflorus. Die Schnitte der einen Gelenkhälfte (siehe oben) wurden um 3 Uhr 30 Min. nachm. in Wasser und ein Teil von ihnen um 3 Uhr 55 Min. in Salpeter gebracht. Die übrigen Schnitte wurden um 4 Uhr 55 Min. in Salpeter gebracht. Die andere Gelenkhälfte befand sich bis 5 Uhr nachm. in diffusem Tageslicht; darnach wurde sie verdunkelt. Um 8 Uhr abends wurde diese Hälfte in Querschnitte zerlegt und die letzteren in Wasser gebracht. Um 8 Uhr 25 Min. wurde ein Teil der Schnitte in Salpeter gebracht. Die übriggebliebenen Schnitte kamen um 9 Uhr 25 Min. in Salpeter. Temperatur 18—19° C.

	Gelenk-hälfte	C_1 in %	C_1' in %	C_2 in %	C_2' in %	t in Minut.	$\ln g \frac{C_1'}{C_2'}$	α der Permeabilität proportional
Im Lichte	obere	3,5	2,6	2,6	2,0	60	0,262	0,0044
	untere	3,1	1,8	2,3	1,5	60	0,183	0,0030
Im Dunkeln	obere	3,8	2,8	3,1	2,3	60	0,197	0,0033
	untere	3,3	1,9	2,7	1,7	60	0,111	0,0018

Tabelle VI.

Mimosa pudica. Die 0,04 mm dicken Schnitte wurden um 11 Uhr 37 Min. vorm. in Wasser gebracht, ein Teil von ihnen kam um 12 Uhr 9 Min. in Salpeter. Die übriggebliebenen Schnitte wurden aus dem belichteten und verdunkelten Gläschen um 1 Uhr 14 Min. vorm. gleichzeitig in Salpeter gebracht.

	Gelenk-hälfte	C_1 in %	C_1' in %	C_2 in %	C_2' in %	t in Minut.	$\lg n \frac{C_1'}{C_2'}$	a der Permeabilität proportional
Im Lichte	obere	3,8	3,1	1,8	1,6	65	0,661	0,0102
	untere	4,1	2,5	3,6	2,2	65	0,128	0,0019
Im Dunkeln	obere	3,8	3,1	2,4	2,1	65	0,390	0,0060
	untere	4,1	2,5	3,8	2,4	65	0,041	0,0006

Tabelle VII.

Mimosa pudica. Die 0,04 mm dicken Querschnitte der einen Gelenkhälfte wurden um 12 Uhr 25 Min. nachm. in Wasser gebracht, ein Teil von ihnen um 12 Uhr 45 Min. in Salpeter. Die übrigen Schnitte kamen um 2 Uhr 15 Min. nachm. in Salpeter. Die andere Gelenkhälfte verblieb in mit Wasserdampf gesättigter Atmosphäre bis 6 Uhr nachm., um darnach ins Dunkle gebracht zu werden. Um 8 Uhr abends wurde diese Gelenkhälfte in Querschnitte zerlegt und die letzteren ins Wasser gebracht. Um 8 Uhr 30 Min. wurde ein Teil von ihnen in Salpeter gebracht. Die übriggebliebenen Schnitte kamen um 10 Uhr abends in Salpeter. Temperatur 19—18° C.

	Gelenk-hälfte	C_1 in %	C_1' in %	C_2 in %	C_2' in %	t in Minut.	$\lg n \frac{C_1'}{C_2'}$	a der Permeabilität proportional
Im Lichte	obere	4,8	4,0	1,8	1,6	90	0,916	0,0102
	untere	4,3	2,6	2,1	1,7	90	0,425	0,0046
Im Dunkeln	obere	4,6	3,8	2,5	2,2	90	0,547	0,0067
	untere	4,1	2,5	2,3	1,7	90	0,386	0,0043

Aus den angeführten Versuchsergebnissen ersieht man, daß sich die Größe a, welche der Permeabilität der Plasmamembran proportional ist, im Dunkeln stets verkleinerte. Somit ist das erhaltene Resultat dem nach der analytischen Methode erhaltenen ganz gleich.

Was aber die Beobachtungen Hilburgs[1]), welcher keinen Unterschied in der Geschwindigkeit der Konzentrationsverminderung des Gelenkzellsaftes im Hellen und Dunkeln bemerken konnte, anbelangt, so erklären sie sich wohl ganz befriedigend durch die ungenügende Genauigkeit, mit welcher die Konzentrationsbestimmung

[1]) Unters. a. d. Botan. Inst. Tübingen. Bd. I. 1881. S. 33.

in diesen Versuchen ausgeführt wurde (die Salpeterkonzentration wurde von ihm nur bis 0,5 % bestimmt); vielleicht übte auch das Zusetzen eines Anilinfarbstoffes zur plasmolysierenden Lösung (l. c. 26, 27, 31 u. a.) einen schädlichen Einfluß auf die Zellen, die daher anders reagieren konnten, aus.

Wenden wir uns jetzt der dritten Methode zu. Die Versuche wurden folgendermaßen ausgeführt: Das betreffende Gelenk wurde mit dem Mikrotom in Querschnitte (0,08 mm Dicke bei *Phaseolus* und 0,04 mm Dicke bei *Mimosa*), aber nur bis zur Hälfte seiner Länge zerlegt (siehe auch S. 322). Die Schnitte wurden teilweise sofort zur Bestimmung des Salpeterwertes des Zellsaftes, größtenteils aber zur nachfolgenden Bestimmung des isotonischen Koeffizienten von Salpeter im Lichte (diffuses Tageslicht) verwendet. Die andere zurückgebliebene Gelenkhälfte mit dem Blattstiele wurde in mit Wasserdampf gesättigte Atmosphäre gebracht und entweder sogleich verdunkelt oder bis zum Eintritt der Dämmerung in diffusem Tageslicht belassen, um nachher verdunkelt zu werden. Die Verdunklung dauerte 2 Stunden. Danach wurde das Ganze ins dunkle Zimmer gebracht (die Versuche wurden im Juni in St. Petersburg angestellt und es war im Arbeitszimmer nicht genügend dunkel) und die Gelenke bei Kerzenbeleuchtung (eine Kerze im Abstande von 6 Meter) in Querschnitte zerlegt. Die Schnitte wurden teilweise sofort zur Bestimmung des Salpeterwertes des Zellsaftes, größtenteils aber zur nachfolgenden Bestimmung des isotonischen Koeffizienten von Salpeter im Dunkeln verwendet.

Die Zylindergläschen mit plasmolysierenden Lösungen befanden sich in einer schwarzen Schachtel. Das Mikroskopieren fand bei Kerzenbeleuchtung statt und dauerte höchstens 1—1½ Minuten.

In meinem oben zitierten Aufsatze wurde darauf hingewiesen, daß sich die Konzentration des Zellsaftes der Gelenke in plasmolysierenden Zuckerlösungen eben so rasch vermindert wie in reinem Wasser. Bei der Bestimmung des Zuckerwertes der Gelenkzellen muß man daher die erhaltenen Zuckerkonzentrationen stets auf die Exosmose der Zellsaftstoffe korrigieren. Um aber diese Korrektur, welche nur sehr annähernd gemacht werden kann, zu vermeiden, wurden in meinen Versuchen die Salpeterkonzentrationen sofort nach der Feststellung der Zuckerkonzentrationen bestimmt, d. h. die Konzentrationen beider Stoffe, welche dem Zellsaft der Gelenkschnitte nach dem Verbleiben derselben während einer gewissen Zeit in den plasmolysierenden Zuckerlösungen isotonisch waren, festgestellt. Die erhaltenen Salpeterkonzentrationen bedürfen dagegen keiner Korrektur, weil die Saftkonzentration in den plasmolysierenden Salpeterlösungen unverändert bleibt (s. oben).

Nach dem Zerlegen des Gelenkes in Querschnitte wurden die letzteren in Zuckerlösungen, welche sich um 0,6 % unterschieden, gebracht und verblieben dann gewöhnlich 1 Stunde 10 Min. bis 1 Stunde 40 Min. *(Phaseolus)* oder 20—30 Min. *(Mimosa)* in diesen.[1])

[1]) Diese Zeit reichte zum Annehmen einer Kugelform durch den plasmolysierten Protoplasten aus. Die Plasmolyse im Falle von *Mimosa* wurde nur an den Gerbstoffballen enthaltenden Schnittzellen beobachtet. Die Zellen, welche keine Gerbstoffballen mehr enthielten, wurden als absterbend betrachtet.

Da das Zerlegen der Gelenke von *Mimosa pudica* in Schnitte eine Aufreizung der unteren Gelenkhälften herbeiführt, welche in 20—30 Minuten aufhört, wurden die Schnitte vor der Plasmolyse auf 30 Minuten in Wasser gebracht (im Lichte oder im Dunkeln, je nach dem Versuche). Doch ruft schon das Übertragen der Schnitte aus Wasser in Zuckerlösungen eine neue Reizung der unteren Hälften hervor; daher dürften sich die Zahlen, welche bei der plasmolytischen Untersuchung der letzteren erhalten wurden, nicht auf den normalen Zustand der Zellen beziehen.

In den folgenden Tabellen, welche nur einige Beispiele von den gemachten Versuchen darstellen, bedeutet C die dem Zellsaft der intakten Gelenke entsprechenden Salpeterkonzentrationen in %; C_1 die Zuckerkonzentrationen und C_2 die Salpeterkonzentrationen, welche dem Zellsaft der Schnitte nach Verbleiben der letzteren in plasmolysierenden Zuckerlösungen isotonisch sind (in %); K die isotonischen Koeffizienten von Salpeter, welche aus C_1 und C_2 nach der Formel $K = \frac{C_1 \cdot 101 \cdot 1{,}88}{C_2 \cdot 342}$ berechnet wurden;[1]) μ den Permeabilitätsfaktor der Plasmamembran, welche nach der Formel, die in meinem früheren Aufsatz[2]) angegeben ist, berechnet wurde (der theoretische isotonische Koeffizient von Salpeter wurde 3,33 bis 3,26 je nach der erhaltenen Salpeterkonzentration[3]) als gleich angenommen); P die osmotischen Drucke (in Atmosphären), welche aus C und μ nach der Formel von Arrhenius mit Korrektion auf die Permeabilität (s. meinen oben zitierten Aufsatz, S. 204): $P = RCT$ $[1 + (n - 1)\,a]\,(1 - \mu) = 0{,}0821\,\frac{C \cdot 10}{101}\,293\,[1 + (n - 1)\,a]\,(1 - \mu)$[4]) berechnet wurden. Die Temperatur war also annähernd 20° C.

Tabelle VIII.

Gelenke der dreigeteilten Blätter von *Phaseolus multiflorus*. Die erste Bestimmung der isotonischen Koeffizienten wurde um 10 Uhr vorm. gemacht, die zweite um 8 Uhr abends. Die Verdunklung hat schon um 6 Uhr nachm. angefangen. Die Schnitte befanden sich 1 Stunde 25 Minuten in Zuckerlösungen im Lichte und 1 Stunde 10 Minuten im Dunkeln.

---

[1]) Hier sind 101 Molekulargewicht von Salpeter, 342 dasselbe von Zucker. 1,88 der isotonische Koeffizient von Zucker, der als unverändert angenommen wird.

[2]) Berichte d. D. Bot. Gesellsch. Bd. XXVIa. 1908. S. 207.

[3]) Die nach Kohlrausch berechnete elektrolytische Dissotiation von Salpeter für 3% Lösung ist $a = 0{,}77$, für 4% Lösung $a = 0{,}73$; der theoretische isotonische Koeffizient von Salpeter $K = 1{,}88\,[1 + (n - 1)\,a] = 3{,}33$ bis 3,26. 1,88 der isotonische Koeffizient von Zucker.

[4]) Die Formel kann vereinfacht werden, indem man statt μ seinen Wert $\left(1 - \frac{k}{k_1}\right)$ setzt, so haben wir $P = RCT\,[1 + (n - 1)\,a]\,\frac{k}{k'} = \frac{RCT\,[1 + (n - 1)\,a]\,k}{1{,}88\,[1 + (n - 1)\,a]}$ $= \frac{RCT\,[1 + (n - 1)\,a]\,1{,}88\,C^0}{1{,}88\,[1 + (n - 1)\,a]\,C} = RC^0T$, wo C^0 die molekulare Zuckerkonzentration ist.

	Gelenk-hälfte	C	C_1	C_2	K	μ Permeab.-Faktor	P Atmosph.
Im Lichte	obere	5,1	12	3,5	1,90	0,424	12,1
	untere	5	12,2	3,3	2,05	0,381	12,6
Im Dunkel	obere	5,3	16,5	3,7	2,48	0,244	16,5
	untere	5,1	12,8	3,2	2,22	0,329	14,0

Tabelle IX.

Phaseolus multiflorus. Die erste Bestimmung der isotonischen Koeffizienten wurde um 10 Uhr vorm. gemacht, die zweite um 8 Uhr abends. (Die Verdunkelung begann um 6 Uhr nachm.) Die Schnitte befanden sich 1 Stunde 10 Minuten in Zuckerlösungen im Lichte, 1 Stunde 40 Minuten im Dunkel.

	Gelenk-hälfte	C	C_1	C_2	K	μ Permeab.-Faktor	P Atmosph.
Im Lichte	obere	5,2	11,2	3,6	1,73	0,472	11,3
	untere	5,2	12,9	4	1,79	0,453	11,7
Im Dunkel	obere	5,4	13,2	3,2	2,29	0,300	15,5
	untere	5,2	12,6	3,4	2,06	0,371	13,4

Tabelle X.

Phaseolus multiflorus. Die erste Bestimmung der isotonischen Koeffizienten wurde um 12 Uhr mittags gemacht; danach begann die Verdunkelung. Die zweite Bestimmung wurde um 3 Uhr nachm. ausgeführt. Die Schnitte befanden sich 1 Stunde 15 Minuten in Zuckerlösungen im Lichte, 1 Stunde 15 Minuten im Dunkel.

	Gelenk-hälfte	C	C_1	C_2	K	μ Permeab.-Faktor	P Atmosph.
Im Lichte	obere	5,2	10,6	3,2	1,84	0,438	12,3
	untere	5	10,8	3	2,00	0,389	12,6
Im Dunkel	obere	5,2	12,4	3,3	2,09	0,363	13,6
	untere	5,1	12,4	3,4	2,02	0,381	13

Tabelle XI.

Phaseolus multiflorus. Die erste Bestimmung der isotonischen Koeffizienten wurde um 5 Uhr nachm. gemacht; darnach begann die Verdunkelung. Die zweite Bestimmung wurde um 8 Uhr nachm. gemacht. Die Schnitte befanden sich 1 Stunde 10 Minuten in Zuckerlösungen im Lichte, 1 Stunde 10 Minuten im Dunkel.

	Gelenk-hälfte	C	C_1	C_2	K	μ Permeab.-Faktor	P Atmosph.
Im Lichte	obere	6,5	14,7	4,5	1,81	0,442	14,9
	untere	5,1	13,5	4	1,88	0,424	12,1
Im Dunkel	obere	6,7	17,2	4,6	2,07	0,362	17,6
	untere	5,1	16,6	4,4	2,09	0,356	13,8

Tabelle XI.

Mimosa pudica (Blattgelenk). Die erste Bestimmung der isotonischen Koeffizienten wurde um 11½ Uhr vorm. gemacht, darnach begann die Verdunkelung. Die zweite Bestimmung der Koeffizienten wurde um 1 Uhr nachm. gemacht. Die Schnitte befanden sich 25 Minuten in Zuckerlösungen im Lichte, 25 Minuten im Dunkel.

	Gelenk-hälfte	C	C_1	C_2	K	μ Permeab.-Faktor	P Atmosph.
Im Lichte	obere	8	13,2	3,4	2,15	0,349	21,0
	untere	8,3	10	3	1,85	0,445	18,8
Im Dunkel	obere	8	15,3	3,3	2,57	0,223	25,3
	untere	8,3	10	3	1,85	0,445	18,8

Tabelle XII.

Mimosa pudica. Die erste Bestimmung der isotonischen Koeffizienten wurde um 11 Uhr vorm. gemacht. Die zweite Bestimmung um 10½ Uhr nachm. (Verdunkelung begann schon um 9 Uhr nachm. Die Versuche wurden im Juni in St. Petersburg gemacht.) Die Schnitte befanden sich 20 Minuten in Zuckerlösungen im Lichte, 20 Minuten im Dunkel.

	Gelenk-hälfte	C	C_1	C_2	K	μ Permeab.-Faktor	P Atmosph.
Im Lichte	obere	7,8	11,2	3,2	1,94	0,406	18,8
	untere	8,2	9,7	3	1,79	0,451	18,3
Im Dunkel	obere	7,8	15,3	3,3	2,57	0,213	24,9
	untere	8,2	12,8	3,2	2,22	0,321	22,7

Aus den angeführten Tabellen ersieht man, daß sich die Permeabilität der Plasmamembran der Gelenkzellen für Salpeter nach Verdunklung vermindert. Die Ergebnisse der Versuche, in welchen die Methode der isotonischen Koeffizienten verwendet wurde, stimmen also mit den nach den zwei anderen Methoden erhaltenen Resultaten überein. Die Methode der isotonischen Koeffizienten

zeigt außerdem, daß der osmotische Druck des Zellsaftes der Gelenke, trotz der beinahe unveränderten Saftkonzentration, im Dunkeln bedeutend größer ist als im Hellen.

Auf Grund der nach den drei verschiedenen Methoden erhaltenen Versuchsergebnisse kommen wir also zu dem Schluß, daß Verdunkelung in Wirklichkeit eine Permeabilitätsverminderung der Plasmamembran für gelöste Stoffe hervorruft, und daß dieselbe demnach die anfängliche Ursache der beobachteten Turgordruckvergrößerung sein muß. Nachdem die Krümmung des Gelenkes stattgefunden hat, fängt erst die Wanderung der im Zellsaft gelösten, die Plasmamembran der Gelenkzellen leicht passierenden Stoffe von der depremierten nach der ausgedehnten Gelenkhälfte an; diese Wanderung kann nach hinreichend langer Zeit die Zellsaftkonzentration bis zur früheren Größe treiben, und daher die erneuerte Turgordruckerhöhung der ausgedehnten Gelenkhälfte herbeiführen und die Krümmung vergrößern.

IV. Über die Permeabilitätsänderung der Plasmamembran unter dem Einfluss des Beleuchtungswechsels.

Im vorigen Paragraph wurde gezeigt, daß die Plasmamembran der Gelenkzellen unter dem Einfluß der Beleuchtung ihre Permeabilität für gelöste Stoffe ändert. Es wäre gewiß sehr interessant, diesen Prozeß näher zu erforschen, und würde man vor allem zu entscheiden haben, ob diese Eigenschaft eine spezifische Eigentümlichkeit der Plasmamembran der Gelenkzellen, welche die spezifische Empfindlichkeit der Gelenke verursacht, ist, oder ob sie allen pflanzlichen Plasmamembranen zukommt.

Am einfachsten erschien es mir, die aufgestellte Frage mit Hilfe der Methode der isotonischen Koeffizienten an üblichen Objekten zu beantworten. Ich habe dazu Epidermiszellen der Hauptrippe von *Tradescantia discolor* und *Spirogyra* ausgewählt.

Die Plasmamembran der erwähnten Zellen von *Tradescantia* ist viel impermeabeler für gelöste Stoffe als die Plasmamembran der Gelenkzellen, und verändert sich daher die Zellsaftkonzentration im ersteren Falle unvergleichbar langsamer. Andererseits ertragen die Zellen von *Tradescantia* nicht nur die Plasmolyse, sondern auch die Wiederherstellung der Turgeszenz in Wasser sehr leicht. Daher lassen sich die beiden Konzentrationen der isotonischen Lösungen von Salpeter und Zucker an einem und demselben Epidermisschnitte sehr genau bestimmen. In meinen Versuchen wurde gewöhnlich zunächst die Schwankungsgröße der Saftkonzentration in der Hauptrippe des zu untersuchenden Blattes von *Tradescantia* festgestellt, d. h. es wurden die Konzentrationen der Salpeter- und Zuckerlösungen, welche einerseits nur einige der Zellen und andererseits alle Zellen der Hauptrippe plasmolysierten, bestimmt. Darnach wurden die Lösungen derselben Stoffe, deren Konzentrationen sich zwischen den gefundenen Konzentrationen

befanden und voneinander um 0,01 % im Falle von Salpeter, und um 0,05 % im Falle von Zucker unterschieden, durch Verdünnung einer Ausgangslösung vorbereitet. Dann folgte die Konzentrationsbestimmung, welche gewöhnlich gleichzeitig an 5—8 Epidermisschnitten gemacht werden konnte. Die Konzentrationen der Lösungen von Salpeter und Zucker, in welchen nur die Hälfte der Zellen des zu untersuchenden Epidermisschnittes plasmolysiert war, wurden als die dem Zellsaft des betreffenden Schnittes isotonischen Konzentrationen angenommen. Diese Konzentrationen konnte man sehr leicht bis 0,01 % Salpeter und 0,05 % Zucker bestimmen. So war das Verhältnis der plasmolysierten Zellen zu derjenigen der nicht plasmolysierten in einem der Schnitte in der 1,12 % Salpeterlösung ungefähr gleich 2 : 3, während dieses Verhältnis in der 1,14 % Lösung schon 4 : 1 war. Wenn auch in der 1,13 % Salpeterlösung dieses Verhältnis nicht genau 1 : 1 war, so wurde doch diese Konzentration als die isotonische angenommen, weil die dritte Zahl hinter dem Komma nicht berücksichtigt zu werden brauchte.

Um eine Korrektur der Salpeterendosmose in den Zellsaft während der Plasmolyse zu vermeiden, folgte die Bestimmung der isotonischen Zuckerkonzentration direkt nach der Plasmolyse mit Salpeter. Die Bestimmung der isotonischen Salpeterkonzentration verlangte gewöhnlich 50—60 Minuten, während die Zuckerplasmolyse gewöhnlich nur 30—45 Minuten erforderte. Das Mikroskopieren wurde unter der Vergrößerung 1 : 150 gemacht.

Die Versuche über die Lichteinwirkung auf die Permeabilität der Plasmamembran der *Tradescantia*-Zellen wurden in der folgenden Weise ausgeführt:

Zunächst wurden isotonische Koeffizienten von Salpeter für 5—8 Epidermisschnitte, welche von einer sich in zerstreutem Tageslicht befindenden Pflanze entnommen waren, bestimmt; die Pflanze wurde gleichzeitig ins Dunkle gebracht, wo sie 1½ Stunde verblieb; alsdann wurden 5—8 neue Epidermisschnitte von derselben Blattrippe entnommen, und jetzt die isotonischen Koeffizienten im Dunkeln bestimmt. In anderen Versuchen wurden aber Epidermisschnitte von der belichteten Pflanze entnommen und jeder Schnitt in zwei gleiche Teile geteilt; von den auf solche Weise erhaltenen Schnitthälften wurden die einen 1½ Stunden im zerstreuten Tageslicht belassen, die andern aber ins dunkle Zimmer gebracht, wo sie auch 1½ Stunde verblieben. Darnach wurden die isotonischen Koeffizienten an den Schnitten beider Portionen bestimmt.

In den Versuchen dritter Art, welche besonders überzeugend waren, wurden die Epidermisschnitte, nachdem die isotonischen Koeffizienten an ihnen im Lichte bestimmt waren, in Wasser gebracht (Deplasmolyse), ins dunkle Zimmer übertragen und nach Verlauf von 1½—2 Stunden von neuem untersucht, indem man nun die isotonischen Koeffizienten an denselben Schnitten jedoch im Dunkeln bestimmte. Die gleichen Versuche wurden auch in umgekehrter Richtung gemacht, d. h. zunächst bestimmte man die isotonischen Koeffizienten im Dunkeln und nachher an denselben Schnitten im Lichte. Das Mikroskopieren im Dunkeln fand bei

Kerzenbeleuchtung (Laterne) und mit Hilfe von einer mit Cu O Am gefüllten Kugel statt. Die Temperatur war die ganze Zeit hindurch 18° C.

In den angeführten Tabellen sind die Resultate einiger typischer Versuche zusammengestellt. Die übrigen Versuche führten zum gleichen Schluß und halte ich für überflüssig, sie anzuführen. In den Tabellen sind unter Litera C_1 die Salpeterkonzentrationen, unter C_2 die ihnen isotonischen Zuckerkonzentrationen in % angegeben. Unter K sind die isotonischen Koeffizienten, welche aus C_1 und C_2 nach der Formel $K = \frac{C_2 \cdot 101 \cdot 1{,}88}{C_1 \cdot 342}$ (s. S. 326) berechnet waren, unter μ die Permeabilitätsfaktoren, die nach der Formel $\mu = 1 - \frac{k}{3{,}38}$ [1]) berechnet waren, und unter P die osmotischen Drucke, welche nach der Formel von Arrhenius (s. S. 326) aus C_1 und μ berechnet waren, angeführt. In der Formel von Arrhenius ist $T = 291°$ und $C = \frac{C_1 \cdot 10}{101}$.

Tabelle XIII.

Die Epidermisschnitte von *Tradescantia discolor* No. 1—6 wurden von der Pflanze um 10 Uhr morgens entnommen, wonach die letztere ins Dunkle gebracht wurde. Um 11 Uhr 10 Minuten morgens wurden die übrigen Schnitte No. 7—12 entnommen.

Licht						Dunkel					
Schnitte No.	C_1 % Salpeter	C_2 % Zucker	K is. Koeff.	μ Permeab.-Faktor	P Atmosph.	Schnitte No.	C_1 % Salpeter	C_2 % Zucker	K is. Koeff.	μ Permeab.-Faktor	P Atmosph.
1	1,23	6,55	2,96	0,126	4,57	7	1,21	6,60	3,03	0,104	4,61
2	1,16	6,25	2,99	0,115	4,37	8	1,22	6,70	3,05	0,098	4,68
3	1,23	6,65	3,00	0,112	4,64	9	1,21	6,60	3,03	0,104	4,61
4	1,18	6,40	3,01	0,109	4,47	10	1,19	6,65	3,10	0,082	4,64
5	1,19	6,45	3,01	0,110	4,51	11	1,16	6,55	3,13	0,073	4,57
6	1,17	6,30	2,99	0,116	4,40	12	1,18	6,55	3,08	0,090	4,57
	Mittelzahl:		2,99	0,115	4,49		Mittelzahl:		3,07	0,091	4,61

Tabelle XIV.

Alle Schnitte sind der Pflanze um 10 Uhr morgens entnommen. Die einen von ihnen (No. 6—10) blieben im Dunkel, die andern im zerstreuten Tageslicht. Um 11½ Uhr wurden die isotonischen Koeffizienten bestimmt.

[1]) Der nach Kohlrausch berechnete Grad der elektrolytischen Dissociation für 1,1—1,3% Salpeterlösung $\alpha = 0{,}80$; der theoretische isotonische Koeffizient von Salpeter ist also $Ko = 1{,}88\,[1 + (n-1)\,\alpha] = 3{,}38$ (1,88 ist der isot. Koeff. von Zucker).

Licht						Dunkel					
Schnitte No.	C_1 % Salpeter	C_2 % Zucker	K is. Koeff.	μ Permeab.-Faktor	P Atmosph.	Schnitte No.	C_1 % Salpeter	C_2 % Zucker	K is. Koeff.	μ Permeab.-Faktor	P Atmosph.
1	1,15	6,20	3,00	0,113	4,33	6	1,19	6,60	3,08	0,089	4,61
2	1,18	6,35	2,99	1,116	4,44	7	1,17	6,50	3,09	0,088	4,54
3	1,19	6,50	3,03	0,103	4,54	8	1,22	6,75	3,07	0,091	4,71
4	1,20	6,50	3,01	0,100	4,54	9	1,21	6,65	3,06	0,097	4,64
5	1,17	6,35	3,01	0,109	4,44	10	1,18	6,50	3,05	0,095	4,54
	Mittelzahl:		3,00	0,108	4,45		Mittelzahl:		3,07	0,092	4,61

Tabelle XV.

Dieselben Epidermisschnitte, durch Zeichen markiert, wurden zunächst im zerstreuten Tageslicht plasmolysiert, dann ins Wasser gebracht und, nachdem sie 2 Stunden im Dunkel verblieben, der Plasmolyse von neuem, aber im Dunkel, unterworfen.

Licht						Dunkel					
Schnitte No.	C_1 % Salpeter	C_2 % Zucker	K is. Koeff.	μ Permeab.-Faktor	P Atmosph.	Schnitte No.	C_1 % Salpeter	C_2 % Zucker	K is. Koeff.	μ Permeab.-Faktor	P Atmosph.
1	1,17	6,40	3,03	0,104	4,47	1	1,14	6,45	3,14	0,071	4,51
2	1,16	6,35	3,04	0,101	4,44	2	1,13	6,40	3,12	0,068	4,47
3	1,18	6,30	2,96	0,124	4,40	3	1,14	6,35	3,07	0,084	4,44
4	1,19	6,50	3,03	0,104	4,54	4	1,16	6,55	3,11	0,071	4,57
5	1,19	6,45	3,01	0,109	4,51	5	1,16	6,50	3,09	0,077	4,54
6	1,25	6,70	2,97	0,121	4,68	6	1,21	6,75	3,07	0,083	4,71
	Mittelzahl:		3,00	0,110	4,50		Mittelzahl:		3,11	0,077	4,54

Tabelle XVI.

Dieselben Epidermisschnitte, durch Zeichen markiert, wurden zunächst im Dunkeln plasmolysiert, dann in Wasser übertragen und ins zerstreute Tageslicht gebracht. 2 Stunden nachdem wurde die Plasmolyse von neuem, aber im Hellen ausgeführt.

Dunkel						Licht					
Schnitte No.	C_1 % Salpeter	C_2 % Zucker	K is. Koeff.	μ Permeab.-Faktor	P Atmosph.	Schnitte No.	C_1 % Salpeter	C_2 % Zucker	K is. Koeff.	μ Permeab.-Faktor	P Atmosph.
1	1,17	6,55	3,11	0,080	4,57	1	1,20	6,50	3,00	0,115	4,54
2	1,16	6,50	3,10	0,083	4,54	2	1,19	6,45	3,01	0,109	4,51
3	1,17	6,55	3,11	0,080	4,57	3	1,20	6,50	3,00	0,113	4,54
4	1,16	6,40	3,06	0,095	4,47	4	1,19	6,35	2,96	0,124	4,44
5	1,20	6,60	3,05	0,098	4,61	5	1,23	6,55	2,95	0,128	4,57
6	1,15	6,45	3,11	0,080	4,51	6	1,18	6.40	3,01	0,109	4,47
	Mittelzahl:		3,09	0,086	4,54		Mittelzahl:		2,99	0,116	4,51

Wenden wir uns den Versuchen mit *Spirogyra* zu. In diesem Falle wurden von mir ausschließlich isotonische Koeffizienten von Glycerin im Hellen und Dunkeln bestimmt und zwar in der Weise, wie es in meinem früheren Aufsatz beschrieben wurde[1].) Der Versuch wurde folgendermaßen angestellt:

Ein *Spirogyra*-Faden (Länge ungefähr $1^1/_2$ cm) wurde einen Tag vor dem Versuche in zwei gleiche Teile geschnitten. Diese wurden auf zwei großen Deckgläschen mit Hilfe von Glashärchen und einem Gemisch von Wachs und Terpentin befestigt, die Deckgläschen über zwei niedrige auf die Objektträger geklebte Glaszylinder umgekippt und mit Wachs-Terpentin gedichtet. In die Zylinder wurde Wasser gebracht, wonach die beiden Fadenstücke von *Spirogyra* während der Nacht auf dem Laboratoriumfenster belassen wurden. Am nächsten Morgen wurde die eine der Fadenhälften sofort plasmolysiert und die andere vor der Plasmolyse auf $1^1/_2$ Stunde ins dunkle Zimmer gebracht. Das Mikroskopieren im letzteren wurde unter Vergrößerung 1:340 bei Beleuchtung einer Auerlampe, die sich in einer Laterne befand, deren Strahlen zuerst eine 20 cm dicke Schicht konzentrierter Bichromatlösung passierten, ausgeführt. Ich führe hier ein Beispiel von den gemachten Versuchen an.

In der folgenden Tabelle sind unter V_1 die Protoplastenvolumina in der plasmolysierenden Zuckerlösung und unter V_2 diese in Glycerin (die Korrektur auf die Glycerinendomose in den Zellsaft wurde in derselben Weise gemacht, wie es im zitierten Aufsatze beschrieben ist) angegeben. Unter K′ sind isotonische Koeffizienten von Glycerin, die nach dem im zitierten Aufsatz beschriebenen Verfahren bestimmt wurden (isot. Koeff. von Zucker = 1,88) und unter μ die erhaltenen Permeabilitätsfaktoren angeführt. Die Zahlen unter V_1 und V_2 sind, um die Volumina in ccm zu erhalten, mit 10^{-9} zu multiplizieren.

Tabelle XVII.

Die Konzentrationen der plasmolysierenden Zuckerlösung: 0,7302 gr Mol. in Lit.; die Konzentration der Glycerinlösung: 0,8195 gr Mol. Temperatur 17,5° C.

	Erste Fadenhälfte. Licht.					Zweite Fadenhälfte. Dunkel.			
Zellen No.	V_1	V_2	K′	μ	Zellen No.	V_1	V_2	K′	μ
1	549	587	1,569	0,089	1	669	679	1,649	0,042
2	623	684	1,527	0,114	2	564	584	1,616	0,061
3	613	663	1,548	0,101	3	609	640	1,593	0,075
4	712	784	1,547	0,102	4	599	608	1,650	0,042
5	760	834	1,527	0,114	5	631	640	1,650	0,042
6	754	804	1,570	0,088	6	621	640	1,625	0,056
7	724	784	1,546	0,102	7	621	640	1,625	0,056
8	663	714	1,557	0,096	8	720	746	1,617	0,061
9	621	650	1,579	0,083	9	671	692	1.625	0,057
10	714	774	1.545	0,103	10	665	678	1,643	0,046
	Mittelzahl:		1,551	0,099		Mittelzahl:		1,629	0,054

[1]) Bericht. d. D. Bot. Ges. Bd. XXVI a. 1908. S. 208.

Aus den angeführten Tabellen ersieht man, daß die Plasmamembran der Epidermiszellen von *Tradescantia discolor* und *Spirogyra* nicht minder empfindlich gegen das Licht ist als die Plasmamembran der Gelenkzellen. Im Hellen ist die Plasmapermeabilität bei der ersteren Pflanze 1,2—1,5 mal, bei der letzteren sogar 1,8 mal so groß als im Dunkeln. Die Empfindlichkeit der Plasmamembran gegen den Beleuchtungswechsel ist also nicht eine spezifische Eigentümlichkeit der Gelenkzellen, sie gehört vielmehr zu den Eigenschaften der Zellen und stellt vielleicht eine allgemeine Erscheinung dar.

Wenn aber in den Gelenkzellen durch den Beleuchtungswechsel ansehnliche Turgordruckänderungen verursacht werden, so liegt dies in einer außerordentlich großen Permeabilität ihrer Plasmamembran für gelöste Stoffe. In den Zellen von *Tradescantia* und *Spirogyra* finden auch, durch den Beleuchtungswechsel veranlaßt, Turgordruckschwankungen statt, sie sind aber infolge der kleinen Permeabilität der Plasmamembran dieser Zellen nur unwesentlich und fallen deshalb nicht in die Augen.

Die Permeabilität einer halbdurchlässigen Membran für einen Stoff hängt bekanntlich von der Fähigkeit dieses Stoffes, sich in der Membran zu lösen, ab;[1]) daher ist es sehr wahrscheinlich, daß die Beleuchtung eine Änderung der chemischen Zusammensetzung der Plasmamembran bewirkt. In dieser finden offenbar unter dem Lichteinfluß chemische Vorgänge statt, welche aus einer Neubildung von Stoffen oder Zersetzung der Verbindungsgruppen, die sich nur bei Abwesenheit des Lichtes bilden, bestehen. Die späteren Untersuchungen würden zu entscheiden haben, ob die tatsächliche Reaktion ersterer oder letzterer Art ist.

V. Nächste Ursachen der photonastischen Krümmung.

Die Blattbewegung nach Verdunklung wird nach Pfeffer[2]) dadurch bewirkt, daß die Vergrößerung der Expansionskraft „gleichsinnig und gleichzeitig jedoch ungleich schnell in beiden antagonistischen Hälften" des Gelenkes stattfindet. Diese Meinung wird von Pfeffer durch die Beobachtung argumentiert, daß nach der Blattkrümmung infolge des Beleuchtungswechsels „eine entgegengesetzte Bewegung ausgeführt wird, die das Blatt mehr oder minder in die Ausgangslage zurückführt" (l. c. p. 11—12).

Wie früher erwähnt, bezweifelte später Schwendener[3]) die angeführte Meinung Pfeffers, indem er seine Versuche an *Mimosa pudica* beschrieb, in welchen keine Senkung der sich nach Verdunkelung erhobenen Blattstiele auch nach einem „längeren"

[1]) Walden, Zeitschr. f. Phys. Chemie. Bd. X. S. 699. — Tammann, Zeitschr. f. Phys. Chemie. Bd. X. S. 255. — Wied, Ann. d. Phys. u. Chemie. Bd. 34. 1888. S. 299.

[2]) Periodische Bewegungen. 1875. S. 171.

[3]) Sitzungsber. d. Berl. Akad. 1897.

Verbleiben der Pflanze im Dunkeln beobachtet wurde. Der Versuch soll aber nach Schwendener nicht länger als 30—45 Minuten dauern, weil sich inzwischen anderwärtige Bewegungen zugesellen können (l. c. S. 244), in einer halben Stunde soll schon der stationäre Zustand erreicht werden (l. c. S. 243). Die Ursache der Blattbewegung liegt, der Meinung Schwendeners nach, in einer verschiedensinnigen Reaktion der unteren und oberen Gelenkhälften auf Beleuchtungswechsel. Der erwähnte Forscher leugnet auch die Bedeutung der täglichen Bewegung der sekundären Blattstiele für die abendliche Senkung der *Mimosa*-Blätter, weil von ihm die letztere zu einer Zeit beobachtet wurde, als sich die sekundären Blattstiele noch nicht genähert hatten (l. c. S. 251).

Im ersten Paragraph dieses Aufsatzes wurde nachgewiesen, daß die beiden Gelenkhälften der sich bewegenden Blätter auf Verdunkelung durch Turgordruckvergrößerung reagieren. Doch wurde auch die Meinung Pfeffers in Bezug auf die ungleich schneller verlaufende Steigerung des Turgordrucks in verschiedenen Gelenkhälften von Pantanelli für *Robinia Pseudacacia* und *Porliera hygrometrica* wenigstens nicht bestätigt.[1]) Im Gegensatz hierzu kommt Wiedersheim[2]) auf Grund seiner an *Phaseolus* und *Mimosa pudica* gemachten Versuche zum gleichen Schlusse wie Pfeffer.

Bevor ich zur Kritik der angeführten Meinungen über die Ursache der Blattbewegung infolge des Beleuchtungswechsels übergehe, muß ich noch bei einer Bemerkung Pfeffers, die von ihm vor kurzem ausgesprochen wurde, verweilen.

Der genannte Verfasser schreibt nämlich an einer Stelle seiner Arbeit: „Nähere Untersuchungen werden . . . zu entscheiden haben, ob die Zunahme der Expansionsenergie zur Erzielung der Schlafbewegung notwendig ist, oder ob sie nur einer nebenher laufenden Reaktion entspringt, die durch Verdunklung ausgelöst wird.“[3]) Mir scheint, daß nach all dem, was in dieser Arbeit auseinandergesetzt wurde, kein Zweifel mehr darüber bestehen kann, daß nur eine Turgordruckänderung der Gelenkzellen die photonastische Variationskrümmung verursachen könnte.

Früher wurde gezeigt, daß der Turgordruck der separierten Gelenkhälften infolge der Permeabilitätsänderung der Plasmamembran nach Verdunkelung zunimmt, und daß diese Zunahme auch im intakten Gelenke stattfindet (Methoden der Konzentrationsverminderung des Zellsaftes der Gelenke in Wasser und der isotonischen Koeffizienten). Die Blattbewegung kann aber durch die Turgordruckzunahme in dreierlei Weise ausgeführt werden. Entweder kann sie in beiden antagonistischen Gelenkhälften, wie es Pfeffer meint, ungleich schnell stattfinden, oder bei gleicher Zunahmegeschwindigkeit kann die schließlich sich nach der Herstellung des Gleichgewichts bildende Größe des Turgordruckes in verschiedenen Hälften ungleich sein, oder es nehmen endlich die beiden Prozesse an der Gelenkkrümmung An-

[1]) Studi d'anat. e. fis. etc. Modena 1901. (Ref. Bot. Ztg. 1901. Abt. II. S. 122.)

[2]) Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 40. S. 230.

[3]) Abh. d. K. Sächs. Ges. Bd. XXX. III. S. 409.

teil. Im ersteren Falle muß „auf jede durch Verdunklung oder Erhellung hervorgerufene Bewegung eine entgegengesetzte Bewegung ausgeführt werden, welche das Blatt mehr oder minder in die Ausgangslage zurückführt.“ Im zweiten Falle muß keine rückgängige Bewegung und im dritten Falle schließlich nur ein teilweiser Rückgang der Bewegung beobachtet werden. Außerdem muß die Biegungsfestigkeit in allen drei Fällen während des ganzen Vorganges bis zur Herstellung des Gleichgewichts zunehmen.

Es wurde schon erwähnt, daß Pantanelli keinen Bewegungsrückgang im Dunkeln an *Robinia* und *Porliera* beobachten konnte, und daß Wiedersheim das Gegenteil für *Phaseolus* und *Mimosa pudica* behauptet. Betrachten wir aber die Tabellen, welche Wiedersheim in seinem Aufsatze anführt, so sehen wir, daß eine schwache rückgängige Bewegung bei *Phaseolus* nur in einem der zwei beschriebenen Fälle, und dieser auch erst nach einem 4½ stündigen Verbleiben der Pflanze im Dunkeln von ihm beobachtet wurde. Noch länger dauerte es in Versuchen Pfeffers an *Acacia lophantha* [1]), *Mimosa Spegazzinii, Phaseolus vulgaris* u. a.[2]), bis die rückgängige Bewegung anfing. Es fragt sich nun, ob diese rückgängige Blattbewegung eine paratonische photonastische Bewegung ist, und ob dieselbe die Meinung Pfeffers in Bezug auf die Ursache der Blattbewegung nach Verdunkelung (ungleich schnelle Expansionszunahme in verschiedenen Gelenkhälften) zu beweisen vermag.

Vor allem sei darauf aufmerksam gemacht, daß nach Beobachtungen Pfeffers, die ich aus eigener Erfahrung bestätigen kann, die Biegungsfestigkeit des Gelenkes bald nach Verdunkelung beständig wird, und sich auch bei der nachherigen Rückgangsbewegung nicht ändert.[3]) Die rückgängige Bewegung muß also infolge einer ungleichartigen Turgordruckänderung in beiden Gelenkhälften stattfinden; während in einer Hälfte die Expansion zunimmt, muß sie in der anderen abnehmen. Diese ungleichartige Turgordruckänderung nimmt auch Pfeffer an.[4])

Wir müssen also einsehen, daß die Meinung Pfeffers in Bezug auf die Ursache der Blattbewegung nach Verdunkelung unbegründet ist, und daß die Turgordruckzunahme auch in beiden Gelenkhälften ungefähr gleich schnell vonstatten gehen kann. Die anfängliche Blattbewegung nach dem Beleuchtungswechsel kann also auch infolge einer ungleichen Zunahme der Turgordruckgröße selbst stattfinden; nach der Ausführung der Bewegung (des Hingangs) würde demnach der Turgordruck der einen Hälfte mehr zugenommen haben als derjenige der andern Hälfte.

In dieser Arbeit möchte ich nur den Mechanismus der paratonischen photonastischen, also durch den direkten Einfluß des Beleuchtungswechsels hervorgerufenen Blattbewegungen in Betracht ziehen.

Bevor ich nun zur Erklärung der photonastischen Krümmung übergehe, möchte ich erst darüber klar sein, daß auch die rück-

[1]) Period. Beweg. 1875. S. 43.
[2]) Abh. d. Sächs. Ges. Bd. XXX. III.
[3]) Period. Beweg. 1875. S. 93. 95. 105.
[4]) l. c. S. 93 u. 107.

gängige Blattbewegung, welche sich in Bezug auf die Turgordruckänderung in den Gelenkhälften so stark von der anfänglichen Bewegung unterscheidet und den Nachwirkungen ähnlich ist, durch den direkten Einfluß des Beleuchtungswechsels verursacht wird.

Entfernt man die Ursache einer paratonischen photonastischen Krümmung, so fängt diese sofort an, sich auszugleichen, bis schließlich die Ausgangslage erreicht ist. Wird z. B. die Verdunkelung einer die Variationsbewegungen aufweisenden Pflanze, bevor die Rückgangsbewegung begonnen hat, aufgehoben, so fängt das Blatt sofort in die Ausgangslage zurückzukehren an.[1]) Im Gegenteil dazu wird die rückgängige Bewegung, wenn eine solche angefangen hat, auch nach der stattgefundenen Beleuchtung ungehindert fortgesetzt.[2]). Wenn man die Versuchspflanze zunächst schwach und nachher, wenn die Krümmung schon fast aufgehört hat, zuzunehmen, jedoch noch vor dem Anfang des Rückganges, stärker verdunkelt, so bewegt sich das Blatt von neuem in derselben Richtung. Wenn aber die rückgängige Bewegung schon angefangen hat, so übt die verstärkte Verdunkelung keinen Einfluß auf diese Bewegung aus, trotz der neuen Verdunkelung setzt das Blatt fort, sich in die Ausgangslage zurückzukrümmen. Hindert man andererseits das Blattgelenk, nach dem Beleuchtungswechsel sich zu krümmen und befreit man dasselbe nach Verlauf der Zeit, während welcher das freie Blatt gewöhnlich schon die anfängliche Bewegung beendigte und den Rückgang anfing, so beginnt doch „der Hingang", nach welchem erst der Rückgang folgt. Der Versuch zeigt also, daß der Rückgang nur nach „dem Hingang" stattfinden kann, daß die rückgängige Bewegung auch in dieser Beziehung mit den Nachwirkungen ähnlich ist. Daß diese rückgängige Bewegung gleicher Natur wie die der Nachwirkungen ist, wird auch durch die Tatsache bestätigt, daß, je schwächer die Nachwirkungen bei einer Pflanze sind, desto schwächer und der paratonischen Beleuchtungswirkung um so mehr nachgebend sind auch die rückgängigen Bewegungen (z. B. bei Blättchen von *Mimosa*).

Wir kommen also zu dem Schlusse, daß die rückgängige Bewegung kaum durch direkten Einfluß des Beleuchtungswechsels, vielmehr aber durch die anfängliche Krümmung verursacht wird.

Ich fühle mich also veranlaßt, die rückgängige Bewegung gemeinsam mit den Nachwirkungen und autonomen Bewegungen in einem anderen Aufsatz zu betrachten.

Wenden wir uns jetzt den paratonischen photonastischen Blattbewegungen zu.

---

[1]) Siehe die Kurven in der letzten Arbeit Pfeffers, S. 319, 338. Dasselbe habe ich mehrmals an *Desmodium gyrans* (siehe S. 313 dieses Aufsatzes), *Mimosa pudica* (Blattstiele), *Phaseolus multiflorus* (dreigeteilte Blätter), *Robinia Pseudacacia* u. a. beobachtet. In den Fällen, wo die Beleuchtung nur langsam wirkt, wie z. B. bei primären Blättern von *Phaseolus vitellinus*, wird die angestrebte Bewegung durch Verdunkelung sofort gehindert (Pfeffer, Curv. S. 354, 360.)

[2]) Vergleiche z. B. Kurven, die auf den Seiten 319 u. 325 in der zitierten Abhandlung Pfeffers angeführt werden.

Vor allem hätten wir zu beantworten, weshalb Verdunkelung eine ungleiche Turgordruckzunahme in den antagonistischen Gelenkhälften hervorruft.

Betrachten wir einen Fall, wo Verdunkelung eine Senkung des Blattes bewirkt. Solch einen Fall stellt die Blättchenbewegung des dreigeteilten *Phaseolus*-Blattes dar. Die Senkung der Blättchen wird hier nach meinen Versuchen auch dann beobachtet, wenn die beiden Gelenkhälften durch eine geeignete Einrichtung (seitliche Beleuchtung, Beleuchtung der unteren Hälfte von unten mittelst eines Spiegels) in gleichem Grade beleuchtet sind. Hier haben wir es also mit einer photonastischen Bewegung zu tun.[1])

Da Verdunkelung die Turgordruckerhöhung infolge der Permeabilitätsänderung der Plasmamembran für gelöste Stoffe verursacht, so kommt man unwillkürlich auf den Gedanken, daß die Ursache der ungleichen Reaktion der Hälften in der Plasmapermeabilität ihrer Zellen zu suchen ist. In Paragraphen III und IV dieser Arbeit wurde gezeigt, daß Verdunkelung eine relativ ähnliche Permeabilitätsverminderung der Plasmamembran der Gelenkzellen, sowie auch der Epidermiszellen von *Tradescantia discolor* und *Spirogyra* hervorruft (die Permeabilität wird 1,2—1,8 mal so klein als im Hellen). Andererseits sahen wir auch, daß, je größer die Permeabilität ist, einen desto ansehnlicheren Einfluß übt ihre Änderung auf den Turgordruck aus.[2])

Es wäre also sehr wahrscheinlich, daß die größere Turgordruckzunahme in der oberen Gelenkhälfte infolge der größeren Permeabilität der Plasmamembran ihrer Zellen stattfindet.

In der Tat, vergleichen wir die in Paragraph III angeführten der Permeabilität der Plasmamembran proportionalen Größen α und μ mit den oberen und den unteren Gelenkhälften der dreigeteilten Blätter von *Phaseolus,* so sehen wir ein, daß die Per-

---

[1]) Pfeffer, Abh. d. K. Sächs. Ges. Bd. XXX. No. III. S. 363.

[2]) Bezeichnen wir den osmotischen Druck des Zellsaftes in Voraussetzung, daß die Plasmamembran absolut impermeabel für gelöste Stoffe ist, durch P, den Permeabilitätsfaktor der Membran in einem Falle durch μ_1 und denjenigen im anderen Falle durch μ_2, wobei $\mu_1 > \mu_2$ ist, so haben wir die folgenden Ausdrücke für die tatsächlichen osmotischen Drucke des Zellsaftes: $P(1-\mu_1)$ und $P(1-\mu_2)$ (siehe meinen mehrmals zitierten Aufsatz S. 204—205). Setzen wir nun voraus, daß die Permeabilität der Plasmamembran in beiden Fällen unter dem Einfluß von Verdunkelung n-mal kleiner geworden ist. Wir haben also jetzt für die osmotischen Drucke: $P\left(1-\frac{\mu_1}{n}\right)$ und $P\left(1-\frac{\mu_2}{n}\right)$. Der osmotische Druck hat sich also jetzt im ersten Falle um $P\left(1-\frac{\mu_1}{n}\right) - P(1-\mu_1) = \mu_1\left(1-\frac{1}{n}\right)$ und im zweiten Falle um $\mu_2\left(1-\frac{1}{n}\right)$ vergrößert. Da $\mu_1 > \mu_2$ so ist auch $\mu_1\left(1-\frac{1}{n}\right) > \mu_2\left(1-\frac{1}{n}\right)$. Auf demselben Wege könnten wir auch beweisen, daß die Vergrößerung der Permeabilität Verkleinerung des osmotischen Druckes da um eine größere Zahl bewirkt, wo die Permeabilität größer ist. Freilich ist der osmotische Druck nur ein Teil des Turgordruckes, doch kann die Veränderung des anderen Teiles (Zentraldruck) nur unwesentliche Schwankungen des Turgordruckes herbeiführen (siehe meinen zitiert. Aufsatz, S. 203).

meabilität der oberen Gelenkhälften stets größer als diese der unteren ist. Ich führe diese Größen zusammen an:

Größen α.

Obere Gelenkhälfte:	0,0044	0,0035	0,0029	0,0064	0,0046	0,0044
Untere „	0,0023	0,0014	0,0017	0,0038	0,0039	0,0033

Größen μ.

Obere Gelenkhälfte:	0,418	0,438	0,442	0,341
Untere „	0,243	0,363	0,362	0,213

Von mir wurde eine große Anzahl der Gelenke untersucht und immer die gleichen Resultate gefunden.

Im Gegensatz dazu zeigt die Untersuchung, daß in den Blattgelenken von *Lourea sespertilionis,* bei welcher Verdunkelung eine Hebung des Blattstieles veranlaßt,[1]) die Plasmapermeabilität der Zellen der oberen Hälfte kleiner als diese der unteren ist.

In den Fällen, wo die Erhellung sowie auch die Verdunkelung nur eine sehr langsame Bewegung hervorruft, so zum Beispiel bei den primären Blättern von *Phaseolus vulgaris* var. Tausend für eine,[2]) konnte die Methode der isotonischen Koeffizienten keinen Unterschied in der Plasmapermeabilität der oberen und unteren Gelenkhälften aufdecken. Bei einer langen Beleuchtungseinwirkung kann sich aber doch ein Unterschied in der Turgordruckabnahme der beiden Hälften bilden, wenn auch der Unterschied in der Permeabilität so klein ist, daß er übersehen werden kann.

Da der Turgordruck der einen Gelenkhälfte sich nach Verdunkelung stärker vergrößert als derjenige der anderen Hälfte, so ist auch die Kraft, mit welcher die Wasseraufsaugung durch die erstere Hälfte stattfindet, und daher auch die Geschwindigkeit dieser Aufsaugung größer. Demnach wäre auch der Fall nicht ausgeschlossen, wo die rückgängige Bewegung gleichzeitig mit der zunehmenden Biegungsfestigkeit beobachtet würde.

Wir kommen also zu dem Schluß, daß die Bewegung des Blattes nach Verdunkelung infolge einer ungleichen Plasmapermeabilität für gelöste Stoffe in den Zellen der oberen und unteren Gelenkhälften stattfindet. In derjenigen Hälfte, in welcher diese Permeabilität größer ist, wird durch Verdunkelung auch eine größere Turgordrucksteigerung verursacht, welche das Blatt nach der Seite der Hälfte mit kleinerer Permeabilität bewegt.

Wenden wir uns jetzt der Erklärung der Blattbewegung bei *Mimosa* zu.

---

[1]) Pfeffer, Abh. d. K. Sächs. Gesellsch. d. Wiss. Bd. XXX. 1908. III. p. 375.

[2]) Pfeffer, l. c. p. 340 u. ff.

Nach neueren Untersuchungen Pfeffers[1]) stellt die Bewegung des Blattstieles von *Mimosa* den kompliziertesten Fall der bekannten photonastischen Bewegungen dar. Der genannte Verfasser unterscheidet zwei Arten von Bewegungen bei *Mimosa:* die gewöhnliche photonastische Bewegung, welche durch die Erhellung am Morgen verursacht und abends ausgeführt wird (l. c. p. 306), und die Bewegung, welche „vermutlich auf einer besonderen photonastischen Reaktion beruhen" soll (l. c. p. 383), und durch eine plötzliche Verdunkelung am Tage bewirkt wird (l. c. p. 415). Die erstere Bewegung soll sich in einer langsamen Senkung äußern, während die letztere bei *Mimosa pudica* in einer Hebung des Blattstieles besteht, wobei „in einem empfindlichen Blattstielgelenk eine ebenso schnelle Bewegungsreaktion ausgelöst wird wie durch eine Erschütterung" (l. c. p. 415). Bei einer plötzlichen Verdunkelung von *Mimosa Spegazzinii* soll dagegen „nur eine schwache Reaktion und zwar teilweise eine geringe Hebung, teilweise eine geringe Senkung des Blattstieles beobachtet" werden (l. c. p. 383). Doch scheint Pfeffer auch diese Reaktion für eine besondere Reizauslösung zu halten (l. c. p. 378).

Betrachten wir zunächst die Bewegung des Blattstieles von *Mimosa* bei Verdunkelung am Tage und versuchen wir zu entscheiden, ob sie wirklich eine besondere photonastische Reaktion ist, welche mit der Empfindlichkeit des Gelenks zur Erschütterung verbunden ist.

Vor allem mache ich darauf aufmerksam, daß die Blattstielhebung von *Mimosa pudica* nach einer plötzlichen Verdunkelung durchaus nicht so rasch stattfindet, wie die Senkung nach einer Erschütterung. Während die letztere höchstens einige Sekunden verlangt, dauert die erstere, wenn die Verdunklung eine vollständige und das Blatt kräftig und groß genug ist, wenigstens ½ Stunde, gewöhnlich aber 1—1½ Stunden. Diese Reaktion ist überhaupt nicht mit der Empfidlichkeit des Gelenkes gegen Erschütterung verbunden, weil sie bei Blättchen, sekundären Blattstielen und jungen Blättern von *Mimosa,* welche auf Erschütterung reagieren, fehlt. Im Gegenteil findet sie in normaler Weise statt, wenn die Empfindlichkeit des Gelenkes durch eine sehr lange dauernde Erschütterung (z. B. durch starken Wind während 3 Tagen) oder durch niedrige Temperatur (unter 15° C) aufgehoben wird.

Weiter soll nach Pfeffer die Hebung der Blattstiele von *Mimosa pudica* nur bei einer plötzlichen Verdunkelung stattfinden. Diese Ansicht kann ich leider nicht bestätigen; eine, wenn auch etwas kleinere Hebung als bei plötzlicher Verdunkelung konnte ich stets beobachten, wenn ich mittags die Pflanze sogar einer sich während 1½—2 Stunden allmählich verstärkten Verdunkelung unterwarf. Der Blattstiel hob sich aber stets um den gleichen Winkel, wenn das Hebungsmaximum bei plötzlicher Verdunkelung während einer Stunde erreicht war und die allmähliche Verstärkung der Verdunkelung nicht länger als auf diese Zeitdauer ausgedehnt wurde.

---

[1]) Abh. d. Kgl. Sächs. Gesellsch. 1907. Bd. XXX. No. III.

Die Blattstielhebung bei *Mimosa pudica* unterscheidet sich in ihrem Aussehen gar nicht von der Senkung des mittleren Blättchens des *Phaseolus*-Blattes nach Verdunkelung. Die Bewegung geht manchmal sogar bei *Phaseolus* etwas schneller vonstatten. Ich führe hier ein Beispiel an. Das Blättchen war seitlicher Beleuchtung ausgesetzt worden, und wurde also daher die heliotropische Krümmung in der Bewegungsrichtung ausgeschlossen. Im Versuche wurden die nach unten offenen Winkel gemessen. Die Temperatur: 18° C.

	Phaseolus multiflorus.	*Mimosa pudica.*
11 Uhr morgens	174°	110°
	nun wurden die Pflanzen	verdunkelt.
11 Uhr 15 Min.	166°	115°
11 „ 30 „	154°	127°
1 „ 45 „	150°	132°

Wir kommen also zu dem Schlusse, daß sich die Blattstielhebung bei *Mimosa pudica* nach Verdunkelung am Tage von anderen photonastischen Reaktionen durch nichts unterscheidet und es keinen Grund' gibt, diese Bewegung als eine besondere photonastische Reaktion zu betrachten.

Nach der Hebung des Blattstieles von *Mimosa pudica* im Dunkeln beginnt stets sofort die rückgängige Bewegung, welche sowohl von Pfeffer als auch von Wiedershein beobachtet wurde, wobei das Blatt mehr oder minder in die Ausgangslage zurückgeführt wird. Bald geht die Senkung nur bis in die Nähe der früheren Höhe, bald schreitet sie aber noch weiter, so daß der Blattstiel nach der Herstellung des Gleichgewichts eine bedeutend niedrigere Lage im Vergleich zur Ausgangslage einnimmt. Der ganze Vorgang (also Hin- und Rückgang) verlangt bei einer vollständigen Verdunkelung 2—3 Stunden.

Wenn sich also die Blattstielhebung nicht von der gewöhnlichen photonastischen Bewegung unterscheiden läßt, so kann man dasselbe nicht von der rückgängigen Blattstielbewegung sagen. Vor allem fällt in die Augen, daß 1. wie meine Versuche zeigten, sich die Biegungsfestigkeit des Blattstielgelenkes während des ganzen Vorganges also der Hebung sowie auch der Senkung vergrößert. Das kann man sehr leicht beweisen, wenn man den Versuch bei 13—15° C ausführt und dadurch die Reizbarkeit vermindert. Weiter unterscheidet sich die rückgängige Bewegung bei *Mimosa* von derjenigen anderer Objekte dadurch, daß 2. sie sofort nach der Hebung beginnt, daß sie 3. durch eine Hinderung der Hebung nicht beseitigt wird, und daß sie 4. durch eine verstärkte Verdunkelung sofort in die Hebung verwandelt wird. Das Gesagte ersieht man aus den folgenden Versuchsbeispielen.

Um den erwähnten Unterschied zu veranschaulichen, führe ich zugleich auch meine Versuche mit dem mittleren Blättchen der dreigeteilten Blätter von *Phaseolus multiflorus* an. In den

Tabellen sind die nach unten offenen Winkel (α) zwischen dem Stengel (resp. dem Blattstiele) und dem Blattstiele (resp. der Blättchenlamina) angegeben. Die Winkeldifferenz ($\alpha_2-\alpha_1$) drückt die Biegungsfähigkeit (also eine der Biegungsfestigkeit umgekehrte Größe) aus. Um diese Differenz größer zu machen, wurde bei *Phaseolus* an der Blättchenlamina eine 0,1 g schwere Wachskugel befestigt (mittelst einer Glasnadel, die an der Hauptrippe befestigt war).

Mimosa pudica (14° C)			*Phaseolus multiflorus* (18° C)		
Uhr	Winkel α in °	Winkel-diff. $\alpha_2-\alpha_1$	Uhr	Winkel α in °	Winkel-diff. $\alpha_2-\alpha_1$
11 U. vorm.	111	51	10 U. vorm.	150	45
nun wurde die Pflanze verdunkelt			nun wurde die Pflanze verdunkelt		
11 U. 30 M.	118	45	10 U. 40 M.	139	38
12 U.	124	40	11 U. 10 M.	135	33
12 U. 30 M.	130	37	12 U. 30 M.	147	33
1 U. nachm.	125	35	1 U. 30 M.	148	33
1 U. 30 M.	120	33			
2 U. nachm.	115	30			

Mimosa pudica
(18° C, kleines Blatt)

	in °
10 U. morgens	105
die Pflanze wurde schwach verdunkelt	
10 U. 10 Min.	108
10 „ 20 „	110
10 „ 25 „	112
10 „ 30 „	114
10 „ 35 „	112
10 „ 40 „	110
nun wurde die Pflanze vollständig verdunkelt	
10 U. 45 Min.	111
10 „ 50 „	112
10 „ 55 „	114
11 „ 10 „	120

Phaseolus multiflorus
(19° C)

	in °
12 U. mittags	177
die Pflanze wurde schwach verdunkelt	
12 U. 30 Min.	130
1 „ 30 „	123
1 „ 50 „	131
nun wurde die Pflanze vollständig verdunkelt	
2 U. 30 Min.	151
2 „ 50 „	160

Mimosa pudica.

Um 5° über dem Blattstiele wurde in den Gradbogen eine Stecknadel eingestochen und zwar so, daß das Blatt an der Hebung gehindert wurde. Das Blatt machte vorher die Hebung während einer Stunde durch.

in ^{0}

10 U. morgens 89
nun wurde die Pflanze verdunkelt
10 U. 15 Min. 93
10 „ 30 „ 94 (also an der Stecknadel)
11 „ 30 „ 94 (noch an der Stecknadel)
Die Stecknadel wurde vorsichtig entfernt.
11 U. 50 Min. 92
12 „ 15 „ 88
1 „ — „ —

Phaseolus multiflorus.

Um 5^0 unter der an der Hauptrippe befestigten Glasnadel, welche die Winkel anzeigte, wurde in den Gradbogen eine Stecknadel eingestochen und zwar so, daß das Blatt an der Senkung gehindert wurde. Das Blatt machte vorher die Senkung während zwei Stunden durch.

in ^{0}

12 U. mittags 165
nun wurde die Pflanze verdunkelt
12 U. 15 Min. 160 (also an der Stecknadel)
2 „ nachm. 160 (noch immer an der Stecknadel)
2 „ 30 Min. 160 (daselbst)
3 „ — Min. 160 (daselbst)
Die Stecknadel wurde entfernt
3 U. 30 Min. 130
5 „ nachm. 119
5 „ 50 Min. 125
6 „ 30 „ 138

Es ist also klar, daß sich die rückgängige Bewegung (Senkung) bei *Mimosa pudica* von der rückgängigen Bewegung bei *Phaseolus* unterscheidet. Wie früher erwähnt, ändern sich die Turgordrucke der beiden Hälften bei der rückgängigen Bewegung von *Phaseolus* in entgegengesetztem Sinne; um den Sachverhalt bei *Mimosa pudica* zu erforschen, stellte ich Versuche mit operierten Gelenken an. Es wurden zwei kräftige Blätter ausgewählt, welche bei Verdunkelung am Tage ihre Hebung während ungefähr einer Stunde beendet und den Hin- und Rückgang in ungefähr 3 Stunden durchgemacht hatten. Bei einem Blatt wurde alsdann die obere, beim anderen die untere Gelenkhälfte vollständig entfernt und die Wunde mit Vaselin bestrichen. Ich führe die nach Verdunkelung abgemessenen Winkel an.

Aus der umseitig angeführten Tabelle ersieht man, daß sich die Blätter mit der entfernten oberen Gelenkhälfte nach Verdunkelung rasch erheben, ihre maximale Höhe schon in einer Stunde erreichen, um später fast unbeweglich zu bleiben. Die Blätter, an welchen die untere Hälfte entfernt wurde, senken sich dagegen nur sehr langsam, indem sie das Minimum ihrer Höhe nicht früher als in 3 Stunden erreichen. Die Erhöhung des Turgordruckes in der unteren Hälfte findet somit dreimal so schnell als

in der oberen statt. Die Bewegung des nicht operierten Blattes sowie auch die während des ganzen Vorganges stattfindende Biegungsfestigkeitszunahme wird also dadurch begreiflich. Nicht minder klar wird es uns auch, weshalb die allmähliche Verdunklung, wenn die Verstärkung der Dunkelheit auf eine zu große Zeitdauer ausgedehnt wird, zur Hebung um kleinere Winkel führt. Wenn diese auf 3 Stunden ausgedehnt würde, könnte man offenbar keine Hebung beobachten.[1]

Mimosa pudica (24, VII).

Obere Hälfte entfernt		Untere Hälfte entfernt		Nicht operiertes Gelenk	
Uhr, Min.	Winkel in °	Uhr, Min.	Winkel in °	Uhr, Min.	Winkel in °
8 U. vorm.	117 verdunk.	8 U. vorm.	48 verdunk.	8 U. vorm.	109 verdunk.
8 „ 5 Min.	119	8 „ 5 Min.	48	8 „ 5 Min.	110
8 „ 10 „	121	8 „ 10 „	48	8 „ 10 „	112
8 „ 15 „	123	8 „ 15 „	48	8 „ 15 „	114
8 „ 20 „	126	8 „ 50 „	47	8 „ 20 „	116
8 „ 30 „	131	9 „ 30 „	46	8 „ 30 „	120
8 „ 40 „	135	10 „ — „	44	8 „ 40 „	125
8 „ 50 „	137	10 „ 40 „	42	8 „ 50 „	135
9 „ — „	138	11 „ 20 „	41	9 „ — „	139
10 „ — „	142	12 „ — „	40	9 „ 10 „	141
12 „ — „	142		wied. erh.	9 „ 20 „	140
12 „ 50 „	142	12 „ 10 „	45	9 „ 30 „	135
	wied. erh.	12 „ 20 „	48	10 „ — „	123
12 „ 55 „	138	1 „ 15 „	48	11 „ — „	115
1 „ 15 „	125			11 „ 20 „	110
2 „ 15 „	116			12 „ 15 „	105
				12 „ 30 „	104

Nach der Herstellung des Gleichgewichtes nimmt das Blatt, wie erwähnt, fast die Ausgangslage, bisweilen aber eine noch niedrigere Lage ein. Die Expansionskraft nimmt also in der oberen Gelenkhälfte etwas schwächer oder stärker als in der unteren Hälfte zu. Bei der Beurteilung dieser Erscheinung muß man aber beachten, daß die untere Gelenkhälfte von *Mimosa pudica* bei älteren Blättern stets stärker als die obere Hälfte entwickelt ist. So ist z. B. nach Dutrochet[2]) das Verhältnis obere Hälfte zu unterer Hälfte 3 : 5, nach Pfeffer[3]) und Millardet[4]) 6 : 7 gleich. Somit ist es sehr wahrscheinlich, daß sich der Turgordruck der Zellen in der oberen Hälfte stets stärker vergrößert als derselbe der unteren Hälfte. In der Tat zeigen die Tabellen (S. 324), daß die Plasmapermeabilität in den oberen Gelenkhälften bei *Mimosa pudica* meist größer ist als diejenige in der unteren, und

[1]) Möglicherweise gesellt sich der Blattstielsenkung, welche im Falle des nicht operierten Gelenkes von *Mimosa* infolge der ungleichen Geschwindigkeit der Turgordruckzunahme stattfindet, noch eine Senkung infolge der Gelenkkrümmung zu, welch letztere, wie wir sahen, auch bei *Phaseolus* eine Turgordruckabnahme in der oberen Gelenkhälfte hervorruft.

[2]) Mémoires p. serv. à l'hist. v. vég. Brüssel 1837.

[3]) Physiologische Untersuchungen. 1873.

[4]) Nouv. rech. sur la périodicité d. l. tension. 1869. S. 9.

eine relativ gleiche Permeabilitätsverminderung eine größere Turgordruckzunahme in den Zellen der oberen Hälfte herbeiführen muß.

Versuchen wir nun die Ursache der ungleich schnellen Turgordruckerhöhung in den beiden Gelenkhälften, welche eine raschere Wasseraufsaugung durch die untere Hälfte verursacht, aufzudecken.

Da die Kraftgröße, mit welcher die Wasseraufsaugung stattfindet, in der oberen Hälfte sogar ansehnlicher als in der unteren ist, so kann die Ursache der schnelleren Erhöhung des Turgordruckes in der unteren Hälfte nur in der ungleichen Durchgängigkeit der Wasser leitenden Wege gesucht werden.

Betrachtet man einen Gelenkschnitt von *Mimosa pudica* unter dem Mikroskop, so fällt vor allem in die Augen, daß, wie es schon seit Brücke bekannt war, die Zellwände in der oberen Hälfte stets drei- bis viermal so dick als diese in der unteren sind. Das Wasser, das von den Zellen aufgesogen wird, muß selbstverständlich vorher die Zellwände passieren; es erscheint daher begreiflich, daß die Filtration durch die dickere Membran viel langsamer stattfindet.

Um das Gesagte zu prüfen, wenden wir uns der Beobachtung der Bewegung an den ganz jungen Blättern von *Mimosa pudica*, in deren Gelenken noch kein Unterschied an der Membrandicke der Zellen in den beiden Gelenkhälften zu bemerken ist, zu. Dazu eignen sich am besten die Blätter, welche schon gegen Erschütterung empfindlich sind, aber ihre Fieder noch nicht entfaltet haben. Die Beobachtung zeigt, daß eine Verdunklung solcher Blätter am Tage keine Hebung, sondern entweder eine Senkung der Blattstiele oder keine Bewegung, je nach dem, ob die untere Gelenkhälfte schwach oder stark ausgebildet ist, hervorruft.

Die ausgesprochene Hypothese über die Ursache der ungleich schnellen Turgordruckzunahme in den beiden Gelenkhälften wird auch durch die Tatsache bestätigt, daß die Blattstiele von *Mimosa Spegazzinii* nach Verdunkelung „nur eine schwache Reaktion, und zwar teilweise eine geringe Hebung, teilweise eine geringe Senkung“ aufweisen. In der Tat zeigt die Untersuchung, daß die Zellwanddicke in der unteren und oberen Hälfte des Blattstielgelenkes von *Mimosa Spegazzinii* ungefähr gleich ist. Die Zellen mit verdickten Membranen sind hier und da in den beiden Gelenkhälften zerstreut. Die Ausbildung der unteren Hälfte variiert aber bei *Mimosa Spegazzinii* nicht weniger als bei *Mimosa pudica*. Wenn also die untere Hälfte verhältnismäßig schwach ausgebildet ist, müssen wir eine Senkung erwarten und umgekehrt.

In Übereinstimmung mit der ausgesprochenen Voraussetzung ist auch die Blattstielbewegung nach Erhellung. Setzt man die Pflanze, nachdem sie eine zeitlang im Dunkeln gewesen ist, ins Helle, so beobachtet man, wenn die Verdunkelung nicht lange (weniger als eine Stunde) gedauert hat, daß sich die Blattstiele während einer kurzen Zeit einfach in die Ausgangslage zurücksenken. Waren dagegen die Blattstiele schon im Dunkeln gesunken, so senken sie sich doch von neuem nach Erhellung, um sich aber bald wieder in die Ausgangslage vor der Verdunkelung zurückzuheben.

Nachdem uns also die Ursache der Blattstielhebung am Tage klar geworden ist, wollen wir die andere photonastische Reaktion betrachten, welche bei *Mimosa* beobachtet wird und in der abendlichen Senkung und der Hebung am Morgen besteht.

Pfeffer meint, wie früher erwähnt, daß die abendliche Senkung der Blattstiele bei *Mimosa* durch Erhellung am Morgen verursacht und erst abends ausgeführt wird. Seit Brücke und Pfeffer ist aber bekannt, daß die Biegungsfestigkeit des Gelenkes abends zunimmt. Auch zeigten meine Operationsversuche, daß sich der Turgordruck in den beiden Gelenkhälften, in der oberen Hälfte aber mehr als in der unteren, vergrößert. Es ist also unmöglich, daß die Erhellung am Morgen eine Turgordrucksteigerung verursachen könnte, denn die Erhellung ruft ja doch eine Permeabilitätsvergrößerung und Abnahme des Turgordrucks hervor. Es haftet somit etwas Unbegreifliches an den Voraussetzungen Pfeffers.

Pfeffer zieht den erwähnten Schluß in Bezug auf die Ursache der abendlichen Senkung der Blattstiele bei *Mimosa* nach der Analogie mit den primären Blättern von *Phaseolus vulgaris*. Die Kurven, welche von Pfeffer an *Mimosa* erhalten wurden, sind aber, wie man leicht einsehen kann, von denselben bei *Phaseolus* sehr verschieden. Wenn die abendliche Senkung bei *Mimosa* wie bei *Phaseolus* durch Erhellung am Morgen verursacht würde, so würde man, nachdem die Nachwirkungen durch eine ununterbrochene Beleuchtung beseitigt waren, nach Erhellung am Morgen stets wieder die abendliche Senkung beobachten, wie es bei *Phaseolus* der Fall ist. Von Pfeffer wurde aber dabei eine ganz andere Kurve erhalten: die abendliche Senkung kommt in seinen Versuchen nach der Beseitigung der Nachwirkungen nicht mehr zum Vorschein;[1]) im Gegenteil dazu beginnen jetzt die Blattstiele sich am Abend zu heben, so daß wir nur von einer abendlichen Hebung sprechen durften. Auf Grund dieser Beobachtung könnte man mit Sicherheit schließen, daß die abendliche Blattstielsenkung durch Nachwirkung verursacht wird.

In seiner früheren Arbeit kam bekanntlich Pfeffer zu dem Schlusse, daß die abendliche Senkung der Hauptblattstiele bei *Mimosa pudica* durch eine vermehrte Kompression, welche die untere Hälfte des Gelenkes mit der Bewegung der sekundären Blattstiele erfährt, verursacht wird.[2]) In der letzten Arbeit sagt aber Pfeffer, daß „das Festbinden bezw. Loslassen der sekundären Blattstiele keine auffälligen Änderungen im Gange der Schlafbewegungen des Blattstieles von *Mimosa pudia* veranlaßt.“[3]) Aus meiner Erfahrung kann ich bestätigen, daß das Festbinden der sekundären Blattstiele gegen Abend die abendliche Senkung der Blätter dieser Pflanze nicht verhindert, und daß ein künstliches Zusammenbringen dieser Blattstiele am Tage (im Hellen oder Dunkeln) nur eine Senkung der Blätter um 5—10° herbeiführt.

---

[1]) Pfeffer, l. c. S. 380. Vergl. mit Kurve S. 346.

[2]) Periodische Bewegungen. S. 171.

[3]) Abhandl. d. K. Sächs. Ges. Bd. XXX. S. 384.

Doch kann ich auch die Beobachtung Pfeffers bestätigen, daß ein dauerndes Festbinden der sekundären Blattstiele öfters das Aufhören der erwähnten abendlichen Senkung zur Folge hat. Und wenn es nicht immer gelingt, so könnte dies, meiner Meinung nach, darauf hinweisen, daß die Nachwirkungen, wenn sie groß genug sind, durch die Beseitigung der anfänglichen Ursache, die sie hervorgerufen, nicht immer zum Stillstand gebracht werden können, andererseits könnte auch ein anderer Faktor diese Nachwirkungen hervorrufen. Dieser Faktor könnte z. B. die durch paratonische Einwirkung der Dämmerung hervorgerufene Senkung der ganz jungen Blätter sein, welche, wie früher erwähnt, auch bei Verdunklung am Tage beobachtet wird.

Daß die abendliche Blattsenkung bei *Mimosa pudica* durch Nachwirkungen verursacht wird, zeigten auch meine Versuche an den Gelenken, an welchen die oberen oder die unteren Hälften entfernt waren. Die Beobachtung über die Blattstielbewegung am nächsten Tage nach der Operation wies nämlich darauf hin, daß die bald nach 12 Uhr beginnende Blattsenkung bis zum Anfang der Beleuchtungsabnahme (gegen 4—5 Uhr) durch eine ungleichsinnige Turgordruckänderung in beiden Gelenkhälften verursacht wird. Die Abnahme der täglichen Beleuchtung ruft aber später eine Turgordruckvergrößerung in beiden Gelenkhälften hervor, welche die bisher infolge der Nachwirkung stattfindende Abnahme des Turgordruckes in der unteren Gelenkhälfte in eine verhältnismäßig schwache Zunahme verwandelt, die alsdann während der ganzen Nacht bis zum Tagesanbruch vorschreitet. Die paratonische Reaktion der oberen Gelenkhälfte am Abend wird aber schon gegen 7—8 Uhr (fast völlige Dunkelheit) von der durch die rückgängige Bewegung (Nachwirkung) verursachte Abnahme des Turgordrucks überwunden. Daß auch die nach 4—5 Uhr stattfindende Turgordruckzunahme in dieser Hälfte nicht durch eine alleinige Wirkung der Beleuchtungsabnahme verursacht wird, sondern eine Summe dieser und der Nachwirkung ist, folgt daraus, daß eine Verdunkelung am Tage, mag sie auch mehrere Stunden dauern, nie solch eine große Bewegung der Blattstiele mit der entfernten unteren Gelenkhälfte hervorruft, wie sie abends stattfindet (abends ist der Bewegungswinkel meist 4—10 mal so groß). Im Gegenteil, der Bewegungswinkel des Blattstieles mit der entfernten oberen Hälfte ist nach Verdunkelung am Tage doppelt so groß und noch mehr als abends. Es ist also auch der Fall denkbar, wo die Nachwirkung so groß wäre, daß sich der Turgordruck der unteren Hälfte abends verminderte. Meist ist aber diese Hälfte empfindlicher gegen paratonische Wirkung des Beleuchtungswechsels als gegen Nachwirkung.

Früher wurde auseinandergesetzt, daß die Beleuchtung nach der Herstellung des Gleichgewichtes bald eine Senkung, bald eine Hebung der Blattstiele von *Mimosa pudica* verursachen kann. In den meisten Fällen brachte aber in meinen Versuchen Verdunkelung nach der Herstellung des Gleichgewichts eine Hebung und Erhellung, also eine Senkung herbei. Das gleiche betrifft auch *Mimosa Spegazzinii.* Uns wird also die Kurve, welche Pfeffer nach dem Beseitigen

der Nachwirkungen erhielt, ganz begreiflich. Ein wenig sonderbar ist es aber, daß die Erhellung im Versuche Pfeffer eine zu große Senkung und die Verdunkelung eine zu starke Hebung hervorrief. Es sei aber darauf aufmerksam gemacht, daß Pfeffer seine Versuche an *Mimosa Spegazzinii* ausschließlich mit künstlicher Beleuchtung, bei welcher die Pflanze auch von unten mittels eines Spiegels belichtet wurde,[1]) ausführte. Die photonastische Reaktion muß also in den Versuchen Pfeffers verstärkt erscheinen; der Turgordruck der unteren Hälfte nahm nach Erhellung mehr ab und nach Verdunklung mehr zu als bei den Pflanzen, welche sich in Tagesbeleuchtung befanden.

VI. Nächste Ursache der verkehrten photonastischen Bewegungen infolge Richtungswechsels der Schwerkraft.

Bekanntlich führen die Blattgelenke nach der Umkehrung der die photonastischen Bewegungen aufweisenden Pflanzen negativ geotropische Krümmungen aus, welche, wie Pfeffer[2]) nachwies, durch eine ungleichartige Turgordruckänderung in den beiden Gelenkhälften verursacht werden (also eine Verminderung des Turgordrucks in der morphologischen unteren und eine Vergrößerung desselben in der oberen Gelenkhälfte). Nachdem die geotropische Krümmung der Gelenke ausgeführt ist, beobachtet man an den Pflanzen, deren Blätter sich beim Übergang in die Nachtstellung senken, die photonastischen Bewegungen, welche in gerade umgekehrter Weise stattfinden, d. h. es wird eine Blattbewegung in der Richtung nach der Wurzel hin am Tage und in der entgegengesetzten Richtung abends oder bei Verdunkelung beobachtet;[3]) im Gegenteil dazu führen die Pflanzen, deren Blätter oder Blättchen sich abends heben, nach der Umkehrung die verstärkten photonastischen Bewegung in der früheren Richtung aus.[4])

Die Untersuchungen Pfeffers zeigten außerdem, daß die Verdunkelung der umgekehrten Pflanzen eine Vergrößerung des Turgordruckes in den beiden antagonistischen Gelenkhälften hervorruft, daß aber diese Vergrößerung in derjenigen Hälfte schneller stattfindet, in welcher bei normaler Pflanzenstellung eine langsamere Zunahme des Turgordrucks beobachtet wird (l. c. p. 142. 143).

Auf Grund der eben beschriebenen Ergebnisse kommt Pfeffer zu dem Schlusse, daß die Schwerkraft „die Amplitude der periodischen Bewegungen" beeinflußt, nicht aber diese Bewegungen hervorruft (l. c. p. 143).

Dank den Versuchen A. Fischers[5]) wurde es später bekannt, daß bei einigen photonastische Variationsbewegungen ausführenden Pflanzen *(Phaseolus, Lupinus)* diese Bewegungen all-

---

[1]) Pfeffer, l. c. S. 288.
[2]) Periodische Bewegungen. 1875. S. 138. 140.
[3]) l. c. S. 141.
[4]) Pfeffer, l. c. p. 143.
[5]) Bot. Ztg. 1890. Bd. 48. S. 672.

mählich ausklingen, wenn man die Pflanzen um eine horizontale Achse des Klinostaten dreht. Auf Grund dieser Beobachtung teilt A. Fischer alle photonastische Bewegungen ausführenden Pflanzen in autonyktitrope, deren Bewegungen von der Schwerkraft unabhängig sind (ihre „nyktitropische Empfindlichkeit ist autonom“) und geonyktitrope, deren Bewegungen von der Schwerkraftsrichtung abhängig ist (l. c. p. 710—711). Nach Fischer ist diese Abhängigkeit gleich der Abhängigkeit der Bewegungen von der Temperatur. In gleicher Weise, wie die Bewegungen durch eine zu starke Erniedrigung oder Erhöhung der Temperatur gehindert werden können, können sie auch durch eine allseitige Schwerkraftswirkung zum Stillstand gebracht werden.

Mit der beschriebenen Meinung Fischers ist aber Noll[1]) nicht einverstanden, indem der letztere wohl mit Recht darauf hinweist, daß von gleicher Abhängigkeit der Bewegungen, von der Temperatur und der Schwerkraftsrichtung schon deshalb keine Rede sein kann, weil die umgekehrten Pflanzen die verkehrten Schlafbewegungen aufweisen. Auf Grund der theoretischen Betrachtungen kommt Noll zu dem Schlusse, daß wir es hier mit einer heterogenen Induktion zu tun haben; das Licht übt, seiner Meinung nach, einen anfänglichen Reiz aus, und dadurch wird der sekundäre Schwerkraftreiz, der die betreffende Bewegung hervorruft, verursacht (l. c. p. 13).

In der vorliegenden Arbeit möchte ich die betrachtete Erscheinung keiner theoretischen Behandlung unterziehen und beschränke mich auf die Erklärung derselben auf Grund der Voraussetzungen und Ergebnisse, welche in dieser Arbeit beschrieben wurden.

Vor allem würden wir zu entscheiden haben, welche Bedingungen in den Blattgelenken nach der Umkehrung der Pflanze geschaffen werden, und wodurch die photonastischen Bewegungen verkehrt werden.

Pfeffer zeigte, wie erwähnt, daß die Umkehrung der Pflanze eine Erhöhung des Turgordruckes in der morphologisch oberen Gelenkhälfte und eine Verminderung desselben in der unteren Hälfte hervorruft. Da die photonastischen Bewegungen infolge der Permeabilitätsänderungen der Plasmamembrane in den Gelenkzellen stattfinden, so würde es von großer Bedeutung sein, zu entscheiden, ob nicht etwa die Richtungsänderung der Schwerkraft eine Permeabilitätsänderung der Plasmamembran hervorruft und dadurch die geotropische Krümmung verursacht.

In der oben zitierten (S. 315) Arbeit fand Kerstan, daß bei der geotropischen Krümmung stets eine Konzentrationsvergrößerung des Zellsaftes in der sich ausdehnenden Gelenkhälfte und eine Verminderung in der komprimierten Hälfte beobachtet wird. Doch machte Kerstan bei der Konzentrationsbestimmung, wie erwähnt, keine Korrektur auf die Verminderung des Zellenvolums während der Plasmolyse. Dafür, daß bei der geotropischen

[1]) Noll, Heterogene Induktion. Leipzig 1892.

Krümmung anfänglich keine Konzentrationsänderung stattfindet, spricht die Tatsache, daß nach den Beobachtungen Kerstans diese Änderung erst $1^1/_2$—$2^1/_2$ Stunden nach der Umkehrung beginnt (l. c. p. 189), während schon lange bekannt ist, daß die geotropische Krümmung auch an dem von Kerstan untersuchten Objekte (primäre Blätter von *Phaseolus vulgaris*) schon nach 10—25 Minuten beobachtet wird.[1]) Auch in meinen Versuchen mit primären Blättern von *Phaseolus vulgaris* (var. Taus. f. eine) war die geotropische Krümmung in $1^1/_2$—$2^1/_2$ Stunden schon vollendet.

Die Versuche, welche von mir an den dreigeteilten Blättern von *Phaseolus multiflorus* angestellt wurden, zeigten, daß bei der geotropischen Krümmung eine analoge Erscheinung beobachtet wird wie bei der photonastischen Krümmung. Die Salpeterwertänderung des Zellsaftes in den antagonistischen Gelenkhälften ist nur ein sekundärer Vorgang, der durch eine sehr große Permeabilität der Plasmamembran der Gelenkzellen für die im Zellsaft gelösten Stoffe, welche nach der Seite der kleineren Konzentration stets diosmieren, bedingt wird. Hindert man die Krümmung des Gelenks nach der Umkehrung, so bleibt auch die Salpeterwertänderung aus. Daß Kerstan in einem von ihm beschriebenen Versuche eine Salpeterwerterhöhung im Blattstielgelenke von *Phaseolus multiflorus* auch dann beobachtete, als er das Blatt durch einen unverrückbar fixierten Draht an der Bewegung hinderte, so wird dies wahrscheinlich dadurch erklärt, daß sich das Gelenk auch bei Hinderung des Blattstieles an der Bewegung krümmte. In meinen Versuchen wurden Gelenke der Seitenblättchen dadurch an der Krümmung verhindert, daß man die Blattlamina auf die andere Seite bog und mittelst Zwirn an den Blattstiel anband. 6 Stunden nach der Umkehrung, während welcher nach Kerstan die Konzentrationsänderung stattfindet, wurden alsdann die Konzentrationen der Gelenkzellen an dem gebundenen und freigebliebenen Blättchen desselben Blattes verglichen und kein Unterschied gefunden.

Die Salpeterwertbestimmung an einem und demselben Gelenke vor und nach der Richtungsänderung der Schwerkraft, in der Weise ausgeführt, wie es bei der Untersuchung über die Einwirkung des Beleuchtungswechsels beschrieben war (s. S. 316), zeigte, daß bei dem Vorgange keine Salpeterwertänderung, die relativ größer als die Volumänderung der Zellen bei der Gelenkkrümmung wäre, beobachtet wird.

Es wäre also sehr wahrscheinlich, daß die geotropische Krümmung durch eine Permeabilitätsänderung bedingt wird. Um diese Voraussetzung zu prüfen, wurden von mir Versuche, in welchen die Methode der isotonischen Koeffizienten zur Anwendung kam, angestellt.

In den Versuchen erster Art wurde zunächst die Größe des Permeabilitätsfaktors für die Zellen der beiden Gelenkhälften bei

---

[1]) Pfeffer, Periodische Bewegungen. 1875. S. 144.

normaler Pflanzenlage bestimmt, indem man das Gelenk des mittleren Blättchens von *Phaseolus multiflorus* in Querschnitte mittelst des Mikrotoms aber nur bis zur Hälfte seiner Länge zerlegte und die mittleren Konzentrationen von Zucker und Salpeter nach der früher beschriebenen Methode (s. S. 325) bestimmte. Danach wurde die Pflanze mit der zurückgebliebenen Gelenkhälfte, die mit einer mit Wasserdampf gesättigten Atmosphäre umgeben war, umgekehrt und, nachdem die geotropische Krümmung der beiden Seitenblättchen und des Gelenkkrüppels des mittleren Blättchens[1]) vollendet war, wurde der Permeabilitätsfaktor von neuem an dem letzteren bestimmt. In anderen Versuchen wiederum wurde zunächst der Permeabilitätsfaktor des infolge der Umkehrung gekrümmten Gelenks festgestellt und darnach die Pflanze in normale Lage gebracht, um den Faktor nochmals an demselben Gelenk zu bestimmen. In den Versuchen dritter Art wurde zunächst der erwähnte Faktor für die Gelenkzellen eines der beiden Seitenblättchen von *Phaseolus multiflorus* bestimmt, dann die Pflanze umgekehrt und nach der stattgefundenen Krümmung der Faktor für die Gelenkzellen des anderen Seitenblättchens desselben Blattes festgestellt. Und schließlich wurden die Faktoren in umgekehrter Richtung bestimmt, d. h. zunächst für die Zellen des gekrümmten Gelenkes eines der Seitenblättchen, und dann für die Zellen des anderen Gelenks, nachdem die Pflanze in normale Lage gebracht war. Der Vorversuch zeigte, daß sich diese Faktoren bei zwei gegenüberstehenden Blättchen desselben Blattes höchstens um 10% unterscheiden, und daß daher die größeren Unterschiede von einer Permeabilitätsänderung herkommen.

In den angeführten Tabellen ist die Bedeutung der Buchstaben die gleiche wie in den Tabellen VIII—XII, S. 327.

Tabelle XVIII.

Das Gelenk des mittleren Blättchens von *Phaseolus multiflorus* (normale Lage der Pflanze). Zunächst wurden die isotonischen Koeffizienten an einer Gelenkhälfte bestimmt, danach die Pflanze umgekehrt und die Koeffizienten nochmals an demselben Gelenke bestimmt. Temperatur 18—20°.

Pflanzenlage	Gelenkhälfte morphologisch	Salp. konz. vor Zucker C %	Zucker konz. C_1 %	Salp. konz. nach Zuck. C_2 %	Isot. Koeff. K	Permeab.-Faktor μ
normale	obere	6	12,8	3,3	2,15	0,340
	untere	5,2	15,7	3,2	2,72	0,178
umgekehrte	obere	6	15,8	3,6	2,44	0,240
	untere	5,2	12,6	2,9	2,41	0,272

[1]) Die geotropische Krümmung des Gelenkkrüppels ist allerdings aus dem begreiflichen Grunde schwächer als derselbe des intakten Gelenkes.

Tabelle XIX.

Zunächst wurde der isotonische Koeffizient an einer Hälfte des geotropisch gekrümmten Gelenkes bestimmt; darnach folgte die Umkehrung und die nochmalige Feststellung des Koeffizienten an demselben Gelenke. Temperatur 17—20° C.

Pflanzenlage	Gelenkhälfte morphologisch	Salp. konz. vor Zucker C %	Zucker konz. C_1 %	Salp. konz. nach Zuck. C_2 %	Isot. Koeff. K	Permeab.-Faktor μ
umgekehrte	obere	5,9	16,2	3,2	2,81	0,151
	untere	5,1	12	2,9	2,30	0,305
normale	obere	5,9	13,4	2,9	2,56	0,226
	untere	5,1	14,9	3,2	2,59	0,217

Tabelle XX.

Zunächst wurde der isotonische Koeffizient an einem der beiden Seitenblättchen (No. 1), das sich in normaler Lage befand, bestimmt, wonach die Umkehrung folgte. Nach der stattgefundenen Krümmung wurde der isotonische Koeffizient auch am Gelenke des anderen Blättchens (No. 2) bestimmt.

Pflanzenlage Blättchen-No.	Gelenkhälfte morphologisch	Zucker konz. C_1 %	Salpeter konz. C_2 %	Isot. Koeff. K	Permeab.-Faktor μ
normale Blättchen No. 1	obere	12,5	3,3	2,10	0,365
	untere	16,1	3,2	2,79	0,157
umgekehrte Blättchen No. 2	obere	16,8	3,4	2,74	0,172
	untere	12,0	2,9	2,30	0,305

Tabelle XXI.

Zunächst wurde der isotonische Koeffizient am geotropisch gekrümmten Gelenke eines der beiden Seitenblättchen (No. 1) bestimmt, wonach die Pflanze normal gestellt, und nach dem Verschwinden der Krümmung der isotonische Koeffizient am Gelenke des anderen Blättchens (No. 2) bestimmt wurde.

Pflanzenlage Blättchen-No.	Gelenkhälfte	Zucker konz. C_1 %	Salpeter konz. C_2 %	Isot. Koeff. K	Permeab.-Faktor μ
umgekehrte Blättchen No. 1	obere	16,2	3,3	2,72	0,178
	untere	13,5	3,0	2,50	0,245
normale Blättchen No. 2	obere	13,4	3,0	2,48	0,251
	untere	15,9	3,2	2,76	0,166

Aus den angeführten Versuchsergebnissen ersieht man, daß sich die Permeabilität der Plasmamembran für gelöste Stoffe nach

der geotropischen Krümmung bedeutend ändert und zwar wird, wie auch zu erwarten war, eine Verminderung dieser Permeabilität in der morphologisch oberen, und eine Erhöhung derselben in der morphologisch unteren Gelenkhälfte nach der Pflanzenumkehrung beobachtet. Somit könnte man mit Sicherheit sagen, daß diese Permeabilitätsänderung auch die anfängliche Ursache der geotropischen Krümmung ist.

Andrerseits wird nach dieser Krümmung die Permeabilität in der morphologisch oberen Gelenkhälfte bei *Phaseolus* kleiner als diese in der unteren Hälfte, so daß jetzt eine relativ gleiche Änderung der Plasmapermeabilität, eine größere Turgordruckänderung in der morphologisch unteren Gelenkhälfte hervorrufen muß. Nach der stattgefundenen geotropischen Krümmung wird also Verdunkelung eine verkehrte Blättchenbewegung verursachen.

Die Versuche wurden von mir ausschließlich an dreigeteilten Blättern von *Phaseolus multiflorus* angestellt; es unterliegt aber keinem Zweifel, daß der analoge Vorgang bei allen geotropischen Krümmungen der Gelenke stattfindet und die Ursache der verkehrten und verstärkten photonastischen Blattbewegungen nach der Pflanzenumkehrung ist. In der nach der Umkehrung erdwärts gelegenen Gelenkhälfte findet eine Permeabilitätsverminderung und in der andern Hälfte der entgegengesetzte Vorgang statt, so daß die Permeabilität der morphologisch oberen Hälfte, wenn sie vor der Umkehrung noch nicht kleiner als diejenige der unteren Hälfte war, erst jetzt kleiner wird und eine Blattbewegung in der Richtung nach der Wurzel durch Verdunkelung in allen Fällen herbeigeführt wird.

Freilich kann diese Änderung auch nur in solchem Grade geschehen, daß die Permeabilität der beiden Gelenkhälften fast gleich wird und die Blattbewegung nach der Umkehrung (besonders nach einer teilweisen Umkehrung z. B. beim Horizontallegen am Klinostaten) allmählich ausklingt. Die erwähnte Erscheinung wurde von mir öfters an *Phaseolus* und *Mimosa* beobachtet. Im Gegenteil dazu läßt sich in manchen Fällen der Unterschied zwischen Permeabilitätsgrößen in den antagonistischen Gelenkhälften durch die Pflanzenumkehrung vergrößern und die langsam verlaufende Krümmung in die rasch stattfindende verwandeln. So z. B. läßt sich dies im Falle des primären Blattes von *Phaseolus vulgaris* (var. Tausend für eine) leicht erreichen. Die Erhellung am Morgen ruft, wie Pfeffer nachwies, eine Blattsenkung kurz vor dem Eintritt der Dunkelheit hervor. Am Tage nach der Umkehrung der Pflanzen findet dagegen die Bewegung der Blätter in derselben Richtung schon morgens statt und erreicht gegen Mittag ihr Maximum, welches am zweiten Tage nach der Umkehrung schon um 10 Uhr vormittags erreicht wird. Später beginnt aber in den Gelenkhälften ein schwacher entgegengesetzter Vorgang, der die Blattlamina fast in die frühere Lage zurückführt, den Bewegungswinkel verkleinert und das Maximum der Krümmung wieder auf die Abendstunden verschiebt.

Die Umkehrung der Pflanze kann infolge der dabei stattfindenden Permeabilitätsänderung der Plasmamembran in den Gelenkzellen auch da die Fähigkeit, starke photonastische Bewegungen auszuführen, erwecken, wo diese Bewegungen beinahe fehlten. So ist dies der Fall bei den sekundären Blattstielen von *Mimosa pudica*, welche die photonastischen Bewegungen normal nur in der Horizontalebene ausführen. Nach der Umkehrung der Pflanze fangen aber die Blattstiele außerdem an, starke photonastische Bewegungen in der Vertikalebene auszuführen, indem sie sich morgens in der Richtung nach der Wurzel bewegen und abends ihre normale Lage einnehmen. Die dabei beobachteten Bewegungswinkel erreichten, wenn die Hauptblattstiele in horizontaler Lage fixiert waren, in meinen Versuchen 100—120°. Doch nicht bei allen Gelenken, wo nur sehr geringe photonastische Bewegungen beobachtet werden, lassen sich diese Bewegungen aufwecken, trotzdem die Gelenke nach der Umkehrung der Pflanze starke geotropische Krümmungen erfahren. So ist es der Fall bei Blattstielen der jungen dreigeteilten Blätter von *Phaseolus multiflorus*. Die Untersuchung zeigt, daß in solchen Fällen die Plasmapermeabilität der Gelenkzellen gering ist, und wenn die geotropische Krümmung auch groß ist, so kann sie doch nicht diese Permeabilität in genügendem Grade ändern. Die geotropische Krümmung wird hier vermutlich durch das Wachstum bedingt und stellt eine Nutationserscheinung dar.

Denken wir an die Voraussetzung Nolls, nach welcher die Schwerkraft die photonastischen Bewegungen ausführen soll, indem das Licht nur die Wirkung der Schwerkraft ermöglicht, so müssen wir nach all dem Gesagten schließen, daß in Wirklichkeit gerade das Umgekehrte stattfindet: die Schwerkraftrichtung ist die Ursache der physiologischen Dorsoventralität der Gelenke und der Fähigkeit der Gelenke, auf den Beleuchtungswechsel durch Bewegung zu reagieren.

Was nun die Einteilung von Pflanzen in anto- und geonyktitrope, wie es Fischer tut, anbelangt, so scheint mir dies noch vorzeitig zu sein, weil die Klynostatversuche, wie erwähnt, auch in anderer Weise erklärt werden können.

Ergebnisse.

1. Beleuchtungswechsel ruft eine gleichsinnige Expansionsänderung in beiden antagonistischen Gelenkhälften der die photonastischen Bewegungen aufweisenden Pflanzen hervor. Durch Verdunkelung wird die Expansionskraft vergrößert.

2. Die Dimensionsänderung der Gelenkhälften durch Verdunkelung findet infolge der Turgordruckänderung statt. Die Spannungskräfte der Zellwände werden durch den Beleuchtungs-

[1]) Abh. d. K. Sächs. Gesellsch. Bd. XXX. 1907. VIII.

wechsel nicht geändert, und können demnach keine Ursache der photonastischen Bewegungen sein.

3. Die Änderung des Turgordruckes in den Gelenkzellen unter dem Einfluß des Beleuchtungswechsels wird durch die entsprechende Permeabilitätsänderung der Plasmamembran für gelöste Stoffe verursacht. Verdunkelung ruft eine Permeabilitätsverminderung und infolgedessen auch eine Turgordruckzunahme hervor.

4. Nachdem die Krümmung stattgefunden hat, die obere Gelenkhälfte auf Kosten des aufgesogenen Wassers vergrößert und die untere komperniert ist (bei *Phaseolus*), beginnt erst die Diffusion der im Zellsaft gelösten Stoffe nach der Seite der jetzt schwächeren Konzentration hin, d. h. von der unteren nach der oberen Gelenkhälfte. Diese Diffusion, welche infolge der außerordentlich großen Permeabilität der Plasmamembran stattfindet, führt die Herstellung der durch die Krümmung geänderten Saftkonzentration, und somit die neue Erhöhung des Turgordruckes in der oberen Gelenkhälfte und die Verminderung desselben in der unteren Hälfte herbei, wodurch die Krümmung verstärkt wird.

5. Die Permeabilitätsänderung der Plasmamembran unter dem Einfluß des Beleuchtungswechsels findet nicht nur in den Gelenkzellen, sondern auch in den Zellen der Epidermis von *Tradescantia discolor* und *Spirogyra* statt und ist demnach keine spezifische Eigentümlichkeit der Gelenkzellen.

6. Die relative Permeabilitätsänderung der Plasmamembran unter dem Einfluß des Beleuchtungswechsels (Zunahme beim Erhellen und Abnahme bei Verdunkelung) ist in den Zellen der Gelenke, der Epidermis von *Tradescantia* und *Spirogyra* ungefähr gleich (1,2—1,8 mal), ruft aber in den Gelenkzellen eine ansehnlichere Änderung des Turgordruckes infolge einer größeren Permeabilität der Plasmamembran dieser Zellen hervor.

7. Gewöhnlich besteht die nach dem Beleuchtungswechsel stattgefundene Blattkrümmung aus der anfänglichen und rückgängigen Bewegung (Hin- und Rückgang), von denen nur die anfängliche eine eigentliche photonastische, d. h. durch die direkte Wirkung des Beleuchtungswechsels hervorgerufene Bewegung darstellt. Die rückgängige Bewegung ist dagegen gleicher Natur wie die der Nachwirkungen.

8. Die photonastische Bewegung des Gelenkes wird durch eine ungleiche Änderung des Turgordruckes in den beiden Gelenkhälften (der oberen und unteren) verursacht. Da die ungleichen Kräfte auch eine ungleich schnelle Wasseraufsaugung resp. Ausstoßung hervorrufen, so kann in derjenigen Gelenkhälfte, wo der Turgordruck sich stärker geändert hat, auch eine raschere Veränderung dieses Druckes stattfinden.

9. Die ungleiche Änderung des Turgordruckes in verschiedenen Gelenkhälften nach Verdunkelung findet infolge einer ungleichen Permeabilität der Plasmamembran für gelöste Stoffe in den Zellen der oberen und unteren Gelenkhälfte statt. Wo diese Permeabilität größer ist, da ist auch die Turgordruckzunahme ansehnlicher.

10. Die Blattstielhebung bei *Mimosa pudica* nach Verdunkelung am Tage ist eine gewöhnliche photonastische Reaktion, welche mit der Empfindlichkeit der unteren Gelenkhälfte gegen Erschütterung gar nicht verbunden ist. Diese Hebung findet infolge der ungleich schnellen Turgordruckzunahme in den Gelenkhälften statt. In der unteren Gelenkhälfte ist die Geschwindigkeit der Turgordruckzunahme, d. h. der Wasseraufsaugung, nach Verdunkelung größer, weil die Zellhäute in dieser Hälfte viel dünner sind.

11. Die abendliche Blattstielsenkung bei *Mimosa* wird durch Nachwirkung verursacht. Die paratonische Wirkung der Dunkelheit ruft nach der Herstellung des Gleichgewichts bald eine geringe Hebung, bald eine geringe Senkung hervor, je nachdem, ob die unteren Gelenkhälften stark oder schwach ausgebildet sind.

12. Bei der geotropischen Krümmung der Gelenke findet eine Permeabilitätsverminderung der Plasmamembran in der nach der Umkehrung der Pflanze endwärts gelegenen Gelenkhälfte und eine Permeabilitätsvergrößerung in der antagonistischen Hälfte statt, wodurch die entsprechenden Turgordruckänderungen in den Gelenkhälften verursacht werden. Nachdem die Krümmung stattgefunden hat, fängt erst die Wanderung der im Zellsaft gelösten Stoffe von der komprimierten nach der ausgedehnten Gelenkhälfte hin an.

13. Die entgegengesetzte Permeabilitätsänderung in den antagonistischen Gelenkhälften bewirkt das umgekehrte Verhältnis der Permeabilitäten im Gelenke der umgekehrten Pflanzen, deren Blätter sich nach Verdunkelung senken, wodurch die verkehrten photonastischen Bewegungen verursacht werden.

14. Die analoge Permeabilitätsänderung nach der Umkehrung der Pflanzen, deren Blätter sich nach Verdunkelung heben, bewirkt die verstärkten photonastischen Bewegungen und kann diese Bewegungen auch da hervorrufen, wo sie vor der Umkehrung fehlten.

St. Petersburg, August 1908.

Untersuchungen über die Wirkung des Kohlenoxyds auf Pflanzen.

Von

Karl Seeländer.

Es ist nicht zu verkennen, daß die Fortschritte auf botanischem und zoologischem Gebiete sich gegenseitig bedingt haben. Bei der nahen Verwandtschaft dieser beiden Wissenschaften, die sich in das Gebiet der Erforschung des Lebens teilen, ist ja eine gegenseitige Übertragung sowohl der Methode, als auch der leitenden Gesichtspunkte derartig naheliegend, daß es zu verwundern wäre, wenn nicht in ausgiebigstem Maße davon Gebrauch gemacht worden wäre. Ebenso einleuchtend aber ist es, daß diese im allgemeinen so fruchtbare Wechselwirkung unter Umständen die Ursache sein kann, daß die Forschung eine falsche Richtung einschlägt, sei es daß sie sich von einem Irrtum der anderen Seite leiten läßt, sei es daß sie die im Grunde doch vorhandene Verschiedenheit beider Gebiete nicht genügend berücksichtigt. Ein Beispiel hierfür scheint jetzt die Kohlenoxydforschung zu bieten. Ich will das näher ausführen. Die ersten Pflanzenphysiologen, die sich mit der Untersuchung der Kohlenoxydwirkung befaßten, wie de Saussure, Boussingault und andere, kamen völlig übereinstimmend zu dem Resultat, daß das Kohlenoxyd keine spezifische Wirkung auf Pflanzen ausübe, sondern sich wie ein indifferentes Gas verhalte. Nun war es in der Tierphysiologie gelungen, die schon lange beobachtete, überaus heftige Giftwirkung des Kohlenoxyds auf die höheren Tiere zurückzuführen auf die Bindung des Kohlenoxyds durch das Hämoglobin und die dadurch bedingte Verdrängung des Sauerstoffs. Unter Benutzung dieser Entdeckung ergab sich nun auch für die Pflanzenphysiologie eine ganz natürliche Erklärung für die negativen Resultate der oben angeführten Arbeiten, da ja den Pflanzen dieser Farbstoff abging und somit dem Kohlenoxyd die Angriffsstelle fehlte. Man sah damit diese Frage für erledigt an, und so finden wir in den die Ergebnisse der Forschungen zusammenfassenden Werken fast überall das Kohlenoxyd zu den unschädlichen Gasen

gerechnet. So sagt Pfeffer im ersten Teil seiner Pflanzenphysiologie 1897, p. 309: „Dabei ist das für die blutführenden Tiere so überaus giftige Kohlenoxyd für die Pflanzen selbst in größerer Menge kaum, also ungleich weniger schädlich als die Kohlensäure," und im zweiten Teil 1904, p. 335: „Da aber speziell die giftige Wirkung des Kohlenoxyds auf der Verdrängung des im Blute gebundenen Sauerstoffs beruht, so ist es begreiflich, daß dieses Gas auf Pflanzen nicht oder kaum schädlich wirkt." Ähnlich lauten die Urteile anderer Autoren[1]). Nun erschien aber im Jahre 1904 eine Arbeit von H. M. Richards und D. T. Mac Dougal[2]), in der diese beiden Forscher eine große Reihe von Versuchen über den Einfluß des Kohlenoxyds auf Pflanzen und zwar im wesentlichen Phanerogamen mitteilten und zu dem Resultat kamen, daß das Kohlenoxyd höchst giftig für die Pflanzen sei. War dies richtig, so mußten unsere bisherigen Anschauungen wesentlich modifiziert werden. Es ergab sich also daraus die Notwendigkeit, neue Untersuchungen über diesen Gegenstand unter genauer Berücksichtigung der bisherigen Arbeiten anzustellen. Auf Grund dieser Erwägung entstand der Plan zu vorliegender Arbeit, die sich dementsprechend zum Ziel gesetzt hatte, zunächst über die bestehenden Widersprüche Klarheit zu verschaffen und für den Fall, daß das Resultat für eine Wirkung des Kohlenoxyds entschied — ich will hier gleich vorwegnehmen, daß dies der Fall gewesen ist —, dieser in ihren Einzelheiten weiter nachzugehen.

Herstellung des Gases.

Das für die Versuche verwendete Kohlenoxyd wurde nach der bekannten Methode hergestellt, daß feste Oxalsäure mit konzentrierter Schwefelsäure übergossen und langsam erwärmt wurde. Die dabei gleichzeitig mit dem Kohlenoxyd entwickelte Kohlensäure wurde durch einige vorgeschaltete Waschflaschen mit Kalilauge abgefangen. Zur Kontrolle, daß auch die Kohlensäure vollständig absorbiert war, hatte der Gasstrom dann noch eine mit klarer Barytlauge gefüllte Waschflasche zu passieren. Wurde nun das Gas erst dann in den Gasometer geleitet, nachdem es den ganzen Apparat eine zeitlang durchströmt und so die darin enthaltene Luft verdrängt hatte, so waren die auch dann noch vorhandenen Spuren von Luft zu gering, als daß man sie im allgemeinen hätte in Rechnung ziehen müssen. Für die Versuche,

---

[1]) Sorauer (Handbuch der Pflanzenkrankheiten. 2. Aufl. 1886. Teil 1. p. 522): „Reines Kohlenoxydgas ist ohne schädlichen Einfluß auf die Vegetation." — Loew, O. (Natürliches System der Giftwirkungen. 1893. p. 103): „Da darin (Bildung des Kohlenoxydhämoglobins nämlich) die einzige Ursache der Giftwirkung liegt, so erklärt sich, warum Kohlenoxyd weder auf niedere Tiere noch auf Pflanzen giftig wirkt." — Frank (Krankheiten der Pflanzen. 2. Aufl. 1895. Bd. 1. p. 317): „Als solche indifferente, nicht giftige Gase sind schon von Saussure das Stickstoffgas, Wasserstoffgas und Kohlenoxydgas erkannt worden."

[2]) Richards and Mac Dougal, The influence of carbon monoxide upon plants. (Bull. of the Torrey Botanical Club. 1904.)

bei denen es auf vollkommene Abwesenheit von Sauerstoff besonders ankam, wurde das Gas erst noch durch alkalische Pyrogallollösung geleitet. Damit es auch nicht im Gasometer durch Diffusion aus dem Wasser noch mit Luft verunreinigt wurde, war es durch eine mehrere Zentimeter dicke Schicht von Paraffinöl davon getrennt und außerdem ausgekochtes Wasser verwendet worden [1]).

Der bei einigen Versuchen zum Vergleich herangezogene Wasserstoff wurde im Kipp'schen Apparat entwickelt aus arsenfreiem Zink und verdünnter Salzsäure. Durch Vorschalten von je einer Waschflasche mit Kalilauge und Kaliumpermanganatlösung wurde ein Mitgehen von Salzsäuredämpfen vermieden. Zur Entfernung des Sauerstoffs dienten dieselben Maßregeln wie beim Kohlenoxyd.

Sauerstoff, der zur Herstellung von Gasgemischen diente, wurde käuflichen Sauerstoffbomben entnommen. Sie enthielten noch 5 % Stickstoff.

Aufbewahrt wurden die Gase in gläsernen Gasometern. Diese waren kalibriert, so daß man in ihnen die Gasmischungen in den gewünschten Verhältnissen herstellen konnte. Hierüber sei noch Folgendes bemerkt: Damit die nacheinander durch die obere Öffnung in den Gasometer eingeleiteten Gase nicht infolge des verschiedenen Wasserstandes unter verschiedenem Druck gemessen wurden, war an dem unteren Ansatzrohr, aus dem das verdrängte Wasser ausfloß, mittels eines kurzen Gummischlauches ein dadurch bewegliches Glasrohr angebracht. Nun konnte durch Heben und Senken dieses Rohres der Wasserstand innen und außen gleichgemacht und so die Gasmengen immer unter demselben Druck von einer Atmosphäre abgelesen werden. Angewandt wurden für die Versuche Gemische von 90 % an bis herab zu ½ % Kohlenoxydgehalt. Der Sauerstoffgehalt wurde, wenn nicht der Gehalt an Kohlenoxyd (80—90 %) kleinere Mengen bedingte, dem der Luft gleichgemacht. Dieser letztere wurde dabei zu 21 % angenommen. Für das noch fehlende Gasvolumen wurde atmosphärischer Stickstoff verwendet. Dies wurde in der Weise erreicht, daß zunächst die dem beabsichtigten Kohlenoxydgehalt entsprechende Menge dieses Gases in den 25 Liter fassenden Gasometer geleitet wurde, dann ein vorher von Kohlensäure befreites und die berechnete Menge Stickstoff enthaltendes Luftvolumen und schließlich soviel Sauerstoff, daß zusammen mit dem schon in der Luft zugeführten 21 %, d. h. 5¼ Liter auf 25 Liter in dem Gasometer enthalten waren. Wenn z. B. ein Gemisch mit einem Kohlenoxydgehalt von 10 % beabsichtigt wurde, so mußten im Gasometer enthalten sein an Kohlenoxyd 2,5 Liter, an Sauerstoff 5,25 Liter und daher an Stickstoff (25—7,75) 17,25 Liter. Diesen 17,25 Litern Stickstoff entspricht aber ein Luftvolumen von 21,84 Litern, in welchem dann

---

[1]) Von Giuseppe Lopriore, in dessen Arbeit „Über die Einwirkung der Kohlensäure auf das Protoplasma der lebenden Pflanzenzelle" (Jahrb. für wiss. Bot. Bd. 28. 1895) dies Verfahren angegeben ist, wurde durch Versuche festgestellt, daß die Absorptionsgröße des Paraffinöls für Sauerstoff beträchtlich hinter der des Wassers zurückbleibt.

außer dem Stickstoff noch 4,59 Liter Sauerstoff enthalten sind. Einzuleiten waren also 2,5 Liter Kohlenoxyd, 21,84 Liter Luft und (5,25 — 4,59 =) 0,66 Liter Sauerstoff. Bei diesen Mischungen aus Kohlenoxyd und Sauerstoff war nun der Umstand in Betracht zu ziehen, daß sich das Kohlenoxyd in Berührung mit Sauerstoff auch schon bei gewöhnlicher Temperatur langsam zu Kohlensäure oxidiert.[1]) Es galt daher, zunächst festzustellen, ob diese Reaktion innerhalb der angewandten Versuchszeiten zu nachweisbaren Mengen von Kohlensäure führte. Zu diesem Zweck wurden blinde Versuche angestellt, die ergaben, daß für die Versuche, in denen das Gas in ununterbrochenem Strome über die Objekte geleitet wurde, diese Reaktion überhaupt nicht in Betracht kam, und auch in den Fällen, bei denen die Objekte längere Zeit in einem abgeschlossenen Gefäß der Gasmischung ausgesetzt waren, keine erheblichen Kohlensäurequantitäten gebildet wurden, wenn das Gasgemisch öfter (es geschah dies mindestens alle 12 Stunden) erneuert wurde. Immer aber wurde die Vorsicht gebraucht, zwischen Gasometer und Versuchsapparat je eine Waschflasche mit Kalilauge und klarer Barytlauge einzuschalten, um auf jeden Fall die etwa schon im Gasometer gebildete Kohlensäure zu absorbieren.

Versuche mit Wurzelkeimlingen von Lupinus albus.

Die verhältnismäßig zahlreichen Untersuchungen über die Kohlenoxydwirkung auf Phanerogamen, über die ich hier zunächst eine Übersicht vorausschicken will, bilden drei verschiedene Gruppen.

Die erste Gruppe, aus der schon in der Einleitung de Saussure und Boussingault erwähnt wurden und zu der noch Eulenberg und Morren gehören, vertritt die Ansicht, daß das Kohlenoxyd keine schädliche Wirkung habe, sondern zu den indifferenten Gasen wie Stickstoff und Wasserstoff zu rechnen sei. De Saussure[2]) stützte sich hierbei auf Versuche, in denen er Exemplare von *Epilobium hirsutum, Lythrum salicaria* und *Polygonum persicaria* ungefähr 6 Wochen lang in reinem Kohlenoxyd beobachtete und fand, daß sie darin vollkommen gediehen wie in atmosphärischer Luft. Boussingault[3]) setzte abgeschnittene Blätter vom Kirschlorbeer ungefähr 5 Stunden lang einer Atmosphäre mit einem Kohlenoxydgehalt von etwa 38 % aus, ohne irgend eine Wirkung zu beobachten. Eulenberg[4]) stellte blühende Blumen mehrere Stunden lang unter eine Glocke, welche zum dritten Teil mit Kohlenoxydgas gefüllt war. Er konnte dann weder an

[1]) Potain et Drouin, Sur l'emploi du chlorure de palladium pour la recherche dans l'air de très petites quantités d'oxyde de carbone et sur la transformation de ce gaz à la temperature ordinaire en acide carbonique. (Compt. rend. T. 126. 1898.)

[2]) de Saussure, Théod., Recherches chimiques sur la végétation. Paris 1804.

[3]) Boussingault, M., Agronomie, Chimie agricole et Physiologie. T. 4. Paris 1860.

[4]) Eulenberg, Die Lehre von den schädlichen und giftigen Gasen. Braunschweig 1865. p. 55.

der Farbe der Blumen noch an den Blättern eine Veränderung konstatieren. Morren[1]) experimentierte mit einer jungen Kirschbaumpflanze, die er zwei Tage lang unter einer Glocke der Wirkung eines Gemisches von Kohlenoxyd und Stickstoff aussetzte, ebenfalls ohne sichtbaren Erfolg.

Eine zweite Gruppe bilden die Untersuchungen, die den Kohlenoxydeinfluß auf die Keimung von Samen zum Gegenstande haben. Sie stimmen im wesentlichen in ihren Resultaten überein und zwar dahin, daß das Kohlenoxyd hemmend auf die Keimung einwirkt. So ergaben die Untersuchungen, die Claude Bernard[2]) anstellte, um die Wirkung des Kohlenoxyds auf den pflanzlichen und tierischen Organismus zu vergleichen, das Resultat, daß die Keimung von Kressesamen schon verhindert wurde, wenn der sechste Teil der umgebenden Atmosphäre aus Kohlenoxyd bestand. Nach ihm, aber ohne ihn zu berücksichtigen, behandelte Giglioli[3]) diese Frage und stellte fest, daß trockene Samen, auch wenn sie sehr lange (bis zu 374 Tagen) dem reinen Kohlenoxyd ausgesetzt wurden, nichts von ihrer Keimfähigkeit einbüßten. Wurden die Samen aber feucht dem reinen Kohlenoxyd ausgesetzt, so kam die Keimung während der Exposition nicht zustande, konnte aber nach Überführung der Objekte in Luft vor sich gehen, wenn der Aufenthalt im Kohlenoxyd nicht zu lange gedauert hatte. Denn schon bei 20 tägiger Exposition keimten nachher nur 65 % und nach einem 61 tägigen und noch längeren Aufenthalt war die Keimfähigkeit aller Samen erloschen. Von Linossier[4]) wurden die Versuche Cl. Bernards wieder aufgenommen und nachgewiesen, daß die Kohlenoxydwirkung nicht derartig eingreifend war, wie es letzterer aus seinen Versuchen folgerte. Linossier stellte nämlich fest, daß die Keimung von Samen (er verwandte Kresse, Lattich und Hirse) in einem Gemisch von 79 % Kohlenoxyd und 21 % Sauerstoff nicht verhindert, aber deutlich verzögert wurde gegenüber der Keimung in Luft, daß dagegen schon 50 % Kohlenoxyd keine deutliche Verzögerung mehr bewirkten. In Übereinstimmung mit Giglioli stellte auch Marcacci[5]) fest, daß die Keimung gequollener Samen (er verwendete Getreidesamen) in reinem Kohlenoxyd aussetzte, nach Überführung in Luft aber wieder eintrat. Er beobachtete außerdem, daß die Entwicklung dann viel lebhafter einsetzte als ohne den Aufenthalt in Kohlenoxyd. Er fand auch, daß, während in Kohlenoxyd die gequollenen Samen sich völlig in-

---

[1]) Morren, Recherches expérimentales pour déterminer l'influence de certains gaz industriels, spécialement du gaz acide sulfureux sur la végétation. (Rep. of the Intern. Horticult. Exhibition and Bot. Congress. London 1866.)

[2]) Claude Bernard, Leçons sur les effets des substances toxiques et médicamenteuses. Paris 1857.

[3]) Giglioli, Italo, Resistenza dei semi e specialmente dei semi di medica, all'azione prolungata di agenti chimici gassosi e liquidi. (Gazetta chimica italiana. 1879.)

[4]) Linossier, G., Influence de l'oxyde de carbone sur la germination. (Compt. rend. hebdom. de séances et mémoires de la société de biologie. 1888.)

[5]) Marcacci, A., Le mécanisme de la mort dans l'empoisonnement par l'oxyde de carbone. (Arch. di farmac. e terapeutica. Vol. I. Fasc. 1—2. 1853.)

takt erhielten, bei einem längeren Aufenthalt in Wasserstoff (in diesem speziellen Falle 5 Tage) schon die Fäulnis begann und infolgedessen auch eine Weiterentwicklung nach Überführung in Luft ausgeschlossen war. Er folgerte daraus eine konservierende Eigenschaft des Kohlenoxyds. Auch in der Arbeit von Richards und Mac Dougal, die schon in der Einleitung erwähnt wurde und in der Hauptsache in der nächsten Gruppe zu besprechen ist, finden sich einige Versuche über Keimung mitgeteilt, die im wesentlichen das Bisherige bestätigen. So beobachteten sie, daß 90 % und mehr Kohlenoxyd die Keimung gequollener Samen mit Ausnahme der Erbsen verhinderte. Diese letzteren entwickelten sich noch etwas weiter, ehe der Stillstand eintrat. Durch längere Einwirkungen solch hoher Konzentrationen trat schließlich bei allen Samen der Tod ein. Bei 70 % Kohlenoxyd keimten die Samen zwar aus, aber die Weiterentwicklung war nur kümmerlich, und schließlich ging die Pflanze zu Grunde.

Bei dieser allgemeinen Übereinstimmung über die Schädlichkeit des Kohlenoxyds für die Keimung ist es eigentlich zu verwundern, daß nicht schon hierdurch eine Revision der bestehenden Anschauungen über die Kohlenoxydwirkung veranlaßt wurde, zumal diese Arbeiten abgesehen von der letzten von Richards und Mac Dougal schon längere Zeit zurückliegen. Dies liegt aber daran, daß sich diese Untersuchungen ziemlich abseits vom Wege der allgemeinen pflanzenphysiologischen Forschung bewegten, indem sie teils von Tierphysiologen zu Vergleichszwecken angestellt wurden, teils wie bei Giglioli nur nebenher bei Gelegenheit der Untersuchung anderer Agentien. Die Folge davon war denn auch, daß sie fast völlig unbeachtet blieben und so ihre Resultate keine Verwertung für die Pflanzenphysiologie fanden.

Zur dritten Gruppe vereinigen sich die Untersuchungen, welche eine schädliche Wirkung des Kohlenoxyds ergeben haben, und zwar zum Unterschiede von der zweiten Gruppe auf Grund von Versuchen mit entwickelten Pflanzen. Es sind dies die beiden Arbeiten von Just und von Richards und Mac Dougal. Just[1]) operierte mit Lemnapflanzen, von denen er je zwei Exemplare in ein abgeschlossenes Gefäß mit Nährlösung und einer Atmosphäre von bestimmtem Kohlenoxydgehalt setzte. Er verwandte Konzentrationen von 80, 40, 20 und 10 %. Nach drei Wochen stellte er fest, daß in 10 % Kohlenoxyd keine Schädigung eingetreten war, die Pflanzen vielmehr ganz normal aussahen und sich auf 12 vermehrt hatten. In 80 % dagegen war keine Vermehrung eingetreten und die Blätter hatten sich fast alle entfärbt. Bei abnehmender Konzentration wurde auch die Wirkung entsprechend geringer, war aber noch bei 20 % deutlich wahrnehmbar. Es ergab sich also daraus als Resultat der Kohlenoxydeinwirkung eine Störung der Chlorophyllbildung und Hemmung des Wachstums. Ob man

[1]) Just, Über die Möglichkeit, die unter gewöhnlichen Verhältnissen durch grüne beleuchtete Pflanzen verarbeitete Kohlensäure durch Kohlenoxydgas zu ersetzen. (Forschungen auf dem Gebiete der Agrikulturphysik. 5. 1882.)

nun infolge des Umstandes, daß Just es unterlassen hatte, die Resultate seiner Vorgänger zu berücksichtigen und sich mit ihnen auseinanderzusetzen, diese doch nicht für widerlegt hielt, oder ob man den Versuchen an einem einzigen Objekte keine Allgemeingültigkeit zuschreiben wollte, sei dahingestellt; jedenfalls galt nach wie vor das Kohlenoxyd als ein unschädliches Gas. Umfassender waren die Versuche von Richards und Mac Dougal. Sie experimentierten zunächst mit Keimlingen und zwar von *Vicia faba, Zea Mays, Sinapis alba, Helianthus annuus, Triticum vulgare, Fagopyrum Fagopyrum, Oryza sativa.* Die Gasmischung bestand aus 21 % Sauerstoff und 79 % Kohlenoxyd. Es zeigte sich, daß das Längenwachstum der Sprosse sowohl, wie auch der Wurzeln bedeutend zurückblieb hinter dem der Kontrollpflanzen in Luft. Ebenso war die Entwicklung von Seitensprossen und -Wurzeln nur kümmerlich, wenn nicht ganz verhindert. Weiter wurde gefunden, daß die Stammbasis im Kohlenoxyd dicker war als in der Luftkontrolle und die mikroskopische Untersuchung zeigte, daß dies zurückzuführen war auf eine Vergrößerung der Zellen des Rindenparenchyms, ohne daß aber die Zahl der Zellen zugenommen hätte. Auch für die Chlorophyllbildung wurde eine erhebliche Beeinträchtigung der Keimlinge festgestellt. So ergrünten Senfkeimlinge im Kohlenoxyd erst kaum, nachdem sie eine Woche dem Licht ausgesetzt waren, während die Kontrollpflanzen in Luft innerhalb weniger Stunden ergrünten. Ferner wurden erwachsene Exemplare von *Gossypium* und *Haematoxylon* mit ihrem unteren Teil in Gefäße mit Kohlenoxyd eingeschlossen. Es zeigte sich, daß innerhalb von 5—20 Tagen die Blätter vertrockneten, abfielen und die Pflanzen schließlich eingingen. In Versuchen, bei welchen ganze Pflanzen, *Haematoxylon, Mimosa* und *Meibomia* in die Kohlenoxydatmosphäre gestellt wurden, zeigte sich, daß bei mehr als 90 % Kohlenoxydgehalt die Pflanzen sehr schnell eingingen. Bei Mischungen, in denen derselbe Sauerstoffgehalt wie in der Luft vorhanden war, entfärbten sich die Blätter und fielen ab. Wurde der Versuch nicht länger als zwei Wochen ausgedehnt, so vermochten sich die Pflanzen wieder zu erholen und neue Blätter auszutreiben. Sukkulente Pflanzen von *Opuntia* und *Mesembryanthemum* reagierten in analoger Weise; das letztere wurde schon bei 25 % Kohlenoxyd nach vierwöchentlicher Ausdehnung des Versuches getötet.

Aus dieser Zusammenstellung geht hervor, daß die Versuchsresultate an sich überall übereinstimmen mit Ausnahme derjenigen von de Saussure. Bei diesen aber muß man annehmen, daß die Versuchsbedingungen keine völlig exakten waren. Denn wenn de Saussure behauptet, daß die Pflanzen 6 Wochen lang in reinem Kohlenoxyd vollkommen wie in atmosphärischer Luft gediehen seien, so ist das schon deswegen geeignet, Zweifel zu erregen, weil sich in dieser Zeit doch schon der Sauerstoffmangel hätte bemerkbar machen müssen. Sehen wir also von dieser Arbeit ab, so läßt sich aus den Versuchsresultaten der ersten Gruppe nur folgern, daß das Kohlenoxyd nicht momentan zerstörend wirkt,

daß aber dennoch eine Wirkung vorhanden ist, geht dann aus den anderen, länger ausgedehnten Versuchen hervor, nämlich vor allem die, daß die Entwicklung gehemmt wird, was natürlich nicht sofort äußerlich festgestellt werden kann. Wenn demnach bis jetzt die Ansicht von der Unschädlichkeit des Kohlenoxyds galt, so ist das zwar ganz erklärlich aus dem Umstande, daß eben nur die Arbeiten der ersten Gruppe und die Just'sche allgemein bekannt waren, und daß die Analogie mit der Tierphysiologie, worauf ich in der Einleitung hingewiesen habe, diese Ansicht nahelegte; nachdem aber jetzt diese Grundlagen als hinfällig erwiesen sind, so kann die entgegengesetzte Ansicht, daß nämlich das Kohlenoxyd als ein Gift zu betrachten sei, kaum noch bezweifelt werden. Trotzdem wollte ich es nicht unterlassen, dies auch noch von meiner Seite experimentell zu bestätigen. Ich wählte zu diesem Zwecke, um schnell wachsende Objekte zu haben, Keimlinge von *Lupinus albus*. Die Versuchsanordnung war folgende:

Nachdem die Samen 24 Stunden im Wasser gequollen waren, wurden sie zum Keimen in feuchte Sägespäne gelegt und, wenn die Wurzeln eine genügende Länge erreicht hatten, zum Versuch herausgenommen. Die Keimlinge wurden dann zu je 8 auf eine runde Korkplatte gesteckt, wobei die mit feuchter Watte umgebenen Kotyledonen von einer Nadel durchbohrt wurden. Diese Korkplatte wurde dann auf einem schweren Ständer befestigt und so auf einen Porzellanuntersatz gestellt. Auf diesen Untersatz wurde dann unter Wasser eine Glasglocke gestülpt. Wurde nun der Untersatz mit der Glocke aus dem Wasser herausgehoben, so blieb infolge des Luftdrucks die Glocke mit Wasser gefüllt. Jetzt wurde mittels eines Schlauches, der bis unter die Glocke reichte, vorsichtig das Gas eingeleitet, bis soviel Wasser verdrängt war, daß die Keimlinge vollständig aus dem Wasser ragten und auch beim Weiterwachsen nicht eintauchen konnten. Der Rest des Wassers schloß das Gas gegen die äußere Luft ab. Vor dem Aufstecken war durch einen dünnen Tuschestrich die Grenze zwischen Wurzel und Sproß bezeichnet, und von da ab wurde dann die Wurzel gemessen. Zu jedem Kohlenoxydversuche wurde zur Kontrolle in genau derselben Weise ein Luftversuch angesetzt, bei dem anstatt des Kohlenoxyds atmosphärische Luft, die vorher von Kohlensäure befreit war, unter die Glocke geleitet wurde. Der Lichteinfluß wurde immer durch Überdecken der Glocke ausgeschaltet. Um dem Umstande Rechnung zu tragen, daß die Atmosphäre unter der Glocke fortwährend Veränderungen in ihrer Zusammensetzung ausgesetzt ist infolge des Sauerstoffverbrauches und der Kohlensäureausscheidung der Pflanze, sowie der Diffusion aus dem Wssser und schließlich der schon erwähnten Oxydation des Kohlenoxyds zu Kohlensäure, wurde das Gas alle 12 Stunden erneuert. Alle 24 Stunden wurden die Messungen vorgenommen. Nach ihrem Aufenthalt in der Kohlenoxyd- resp. Luftatmosphäre unter der Glocke wurden die Versuchsobjekte in Wasser weiterkultiviert, um etwaige Nachwirkungen festzustellen. Diese Wasserkulturen wurden

in der Weise angesetzt, daß die Keimlinge durch die Löcher einer auf Wasser schwimmenden Korkplatte gesteckt wurden, so daß sich die Wurzeln vollständig in Wasser befanden.

Wir kommen nun zu den Versuchen selbst. In der

1. Versuchsreihe

wurde eine Kohlenoxydkonzentration von 75 % angewendet. Die zahlenmäßigen Ergebnisse sind in den beistehenden, den entsprechenden Versuchen gleichbenannten Tabellen übersichtlich zusammengestellt.

Versuch Ia bringt zunächst die Bestätigung für die Schädlichkeit des Kohlenoxyds. Während in Luft die Zunahme der Wurzellänge am ersten Tage im Mittel 11.5 mm beträgt, ist im Kohlenoxyd nur eine Zunahme von 3.6 mm festzustellen, also nur ungefähr ein Drittel des normalen Wachstums. Am zweiten Tage ist der Unterschied noch größer; es ist die Zunahme im Kohlenoxyd nur ein Sechstel der normalen. Was die Frage der Nachwirkungen des Kohlenoxyds anbetrifft, zu deren Feststellung die Versuchsobjekte nach dem dreitägigen Aufenthalt im Kohlenoxyd noch in Wasser weiterkultiviert wurden, so zeigen die erhaltenen Zahlen, daß die Kohlenoxydwirkung hier ziemlich schnell überwunden wurde. Denn schon am ersten Tage der Wasserkultur ist die Längenzunahme der Kohlenoxydkeimlinge im Mittel 6.4 mm, also nicht viel weniger als die 7.9 mm betragende der Luftkeimlinge, und für den dritten Tag war sogar das Verhältnis 30.8 mm zu 28.6 mm. Um zu entscheiden, ob dies Überholen durch die Kohlenoxydkeimlinge in diesem Falle nur zufällig war oder ihm in der Tat Gesetzmäßigkeit zugrunde lag, wurde

Versuch Ib angesetzt, bei welchem die Objekte nur einen Tag unter der Glocke blieben und dann mehrere Tage im Wasser weiterkultiviert wurden. Werfen wir nun einen Blick auf die zugehörige Tabelle Ib, so zeigt sich als Resultat, daß schädigende Nachwirkungen durch den eintägigen Kohlenoxydeinfluß überhaupt nicht mehr auftreten, dagegen die im vorigen Versuche nur angedeutete Erscheinung der Wachstumsbeschleunigung im Gefolge der Kohlenoxydwirkung hier sich ganz deutlich geltend macht. Bemerkenswert ist hierbei, daß die vermehrte Wachstumsbeschleunigung nur so lange anhält, bis die absolute Wurzellänge der Kohlenoxydkeimlinge, die beim Beginn der Wasserkultur hinter derjenigen der Luftkeimlinge zurückstand, dieser ungefähr wieder gleich geworden ist, und daß dann die Wachstumszunahme bei beiden annähernd dieselbe ist. Diese Erscheinung scheint derjenigen analog zu sein, die Marcacci erwähnt und die schon bei der Literaturübersicht angeführt wurde, daß nämlich gequollene Samen, die einige Tage reinem Kohlenoxyd ausgesetzt waren und deren Auskeimen dadurch zurückgehalten war, nach Überführung in Luft sich auffallend schnell entwickelten. Ob nun hiernach dem Kohlenoxyd die spezifische Eigenschaft zuzuschreiben ist, das Wachstum in gewisser Weise anzuregen, oder ob man diese Er-

Tabelle Ia.

No. d. Keimlinge	Kultur unter d. Glocke in 75 % CO							Kultur im Wasser					
	Wurzellänge zu Beginn des Versuch. in mm	Länge nach 24 Stunden in mm	Zunahme in mm	Länge nach 48 Stunden in mm	Zunahme in mm	Länge nach 72 Stunden in mm	Zunahme in mm	Länge nach 96 Stunden in mm	Zunahme in mm	Länge nach 120 Stunden in mm	Zunahme in mm	Länge nach 144 Stunden in mm	Zunahme in mm
1	5.5	8.5	3.0	11.0	2.3	15.0	4.0	19.0	4.0	39.0	20.0	70.0	31.0
2	5.0	8.0	3.0	12.0	4.0	16.5	4.5	23.0	6.5	44.0	21.0	70.0	26.0
3	5.0	8.0	3.0	11.0	3.0	14.0	3.0	20.0	6.0	40.0	20.0	70.0	30.0
4	6.5	10.0	3.5	12.5	2.5	15.5	3.0	22.5	7.0	44.0	21.5	79.0	35.0
5	5.0	9.0	4.0	11.5	2.5	14.5	3.0	21.0	6.5	44.0	23.0	73.0	29.0
6	5.0	8.0	3.0	11.5	3.5	15.5	4.0	23.0	7.5	52.0	29.0	85.0	33.0
7	5.0	10.0	5.0	13.0	3.0	15.5	2.5	21.5	6.0	44.0	22.5	75.0	31.0
8	5.0	9.0	4.0	12.0	3.0	14.0	2.0	22.0	8.0	44.0	22.0	75.0	31.0
Sa.	42.0	70.5	28.5	94.5	24.0	120.5	26.0	172.0	51.5	351.0	179.0	597.0	246.0
Mittel	5.3	8.8	3.6	11.8	3.0	15.1	3.3	21.5	6.4	43.9	22.4	74.6	30.8
	Kultur unter der Glocke in Luft							Kultur in Wasser					
1	6.0	18.0	12.0	36.0	18.0	58.5	22.5	66.0	7.5	35.0	19.0	125.0	30.0
2	5.0	13.0	8.0	27.0	14.0	44.0	17.0	53.0	9.0	74.0	21.0	82.0	12.0
3	5.5	17.0	11.5	34.5	17.5	50.0	15.5	55.0	5.0	80.0	25.0	113.0	33.0
4	5.0	20.0	15.0	43.0	23.0	62.0	19.0	68.0	6.0	92.0	24.0	123.0	31.0
5	4.0	15.0	11.0	32.0	17.0	50.0	18.0	60.0	10.0	90.0	30.0	118.0	28.0
6	5.0	17.0	12.0	38.0	21.0	59.0	21.0	65.0	6.0	94.0	29.0	117.0	23.0
7	4.5	14.0	9.5	31.0	17.0	52.5	21.5	61.0	8.5	85.0	24.0	120.0	35.0
8	6.0	19.0	13.0	39.0	20.0	60.0	21.0	71.0	11.0	98.0	27.0	135.0	37.0
Sa.	41.0	133.0	92.0	280.5	147.5	436.0	155.5	499.0	63.0	708.0	205.0	933.0	229.0
Mittel	5.1	16.6	11.5	35.1	18.4	54.5	19.4	62.4	7.9	88.5	26.1	116.6	28.6

Tabelle Ib.

No. d. Keimlinge	Kultur unt. d. Glocke in 75 % CO			Kultur in Wasser							
	Wurzellänge zu Beginn des Versuch. in mm	Länge nach 1 Tage in mm	Zunahme in mm	Länge nach 2 Tagen in mm	Zunahme in mm	Länge nach 3 Tagen in mm	Zunahme in mm	Länge nach 5 Tagen in mm	Zunahme in mm	Länge nach 7 Tagen in mm	Zunahme in mm
1	24.0	30.0	6.0	40.0	10.0	65.0	25.0	115.0	50.0	150.0	35.0
2	21.0	26.0	5.0	38.0	12.0	65.0	27.0	121.0	56.0	151.0	30.0
3	22.0	27.0	5.0	36.0	9.0	60.0	24.0	112.0	52.0	150.0	38.0
4	23.5	28.0	4.5	40.0	12.0	65.0	25.0	120.0	55.0	153.0	35.0
5	21.0	25.0	4.0	37.0	12.0	55.0	18.0	118.0	63.0	158.0	40.0
6	23.0	28.0	5.0	37.0	9.0	61.0	24.0	125.0	64.0	160.0	35.0
7	21.0	27.0	6.0	39.0	12.0	65.0	26.0	122.0	57.0	163.0	41.0
8	24.0	30.5	6.5	43.0	12.5	70.0	27.0	130.0	60.0	163.0	33.0
Sa.	179.5	221.5	42.0	310.0	88.5	506.0	196.0	963.0	457.0	1250.0	287.0
Mittel	22.4	27.7	5.3	38.8	11.1	63.3	24.5	120.4	57.1	156.3	35.9
Kultur unt. d. Glocke in Luft				Kultur in Wasser							
1	23.0	46.0	23.0	52.0	6.0	72.0	20.0	124.0	52.0	156.0	32.0
2	21.0	38.0	17.0	44.0	6.0	62.0	18.0	110.0	48.0	153.0	43.0
3	22.5	39.0	16.5	45.0	6.0	70.0	25.0	120.0	50.0	149.0	29.0
4	19.5	39.0	19.5	47.0	8.0	70.0	23.0	122.0	52.0	155.0	33.0
5	23.0	43.0	20.0	49.0	6.0	70.0	21.0	124.0	54.0	163.0	39.0
6	23.0	43.5	20.5	50.0	6.5	65.0	15.0	107.0	42.0	153.0	46.0
7	22.0	43.0	21.0	49.0	6.0	71.0	22.0	118.0	47.0	160.0	42.0
8	20.0	36.0	16.0	44.0	8.0	63.0	19.0	109.0	46.1	142.0	33.0
Sa.	174.0	327.5	153.5	380.0	52.5	543.0	163.0	934.0	391.0	1231.0	297.0
Mittel	21.8	40.9	19.2	47.5	6.6	67.9	20.4	116.8	48.9	153.9	37.1

Tabelle Ic.

No. der Keimlinge	Kultur unter d. Glocke in 75 % CO			Kultur in Wasser					
	Wurzellänge zu Beginn des Versuches in mm	Länge nach 3 Tagen in mm	Zunahme in mm	Länge nach 4 Tagen in mm	Zunahme in mm	Länge nach 5 Tagen in mm	Zunahme in mm	Länge nach 6 Tagen in mm	Zunahme in mm
1	11.5	23.5	12.0	25.0	1.5	50.5	25.5	62.0	11.5
2	13.0	24.0	11.0	28.0	4.0	58.0	30.0	76.0	18.0
3	12.0	22.0	10.0	25.5	3.5	58.5	33.0	76.5	18.0
4	13.5	24.5	11.0	25.0	0.5	57.0	32.0	65.0	8.0
5	12.0	23.0	11.0	24.0	1.0	51.0	27.0	67.5	16.5
6	14.0	26.0	12.0	26.0	0.0	66.0	40.0	92.0	26.0
7	14.5	23.5	9.0	25.0	1.5	61.5	36.5	85.0	23.5
8	14.0	23.5	9.5	25.0	1.5	61.0	36.5	83.0	22.0
Sa.	104.5	190.0	85.5	203.5	13.5	463.5	260.0	607.0	143.5
Mittel	13.7	23.8	10.7	25.4	1.7	57.9	32.5	75.9	17.9
Kultur unter der Glocke in Luft				Kultur in Wasser					
1	11.5	47.0	35.5	47.0	—	49.0	2.0	57.0	8.0
2	12.5	44.0	31.5	44.0	—	44.0	—	45.5	1.5
3	10.0	44.0	34.0	44.0	—	—	—	—	—
4	11.5	41.0	29.5	41.0	—	—	—	—	—
5	14.0	45.5	31.5	45.5	—	47.5	2.0	55.0	7.5
6	13.0	50.5	37.5	50.5	—	51.0	0.5	52.5	1.5
7	13.0	48.5	35.5	48.5	—	50.0	1.5	56.0	6.0
8	13.0	45.0	32.0	45.0	—	50.5	5.5	68.0	17.5
Sa.	98.5	365.5	267.0	365.5	—	292.0	11.5	334.0	42.0
Mittel	12.3	45.7	33.4	45.7	—	48.7	1.8	55.7	7.0

Tabelle II.

50 % CO.

No. der Keimlinge	Länge zu Beginn des Versuches in mm	Länge nach 24 Stunden in mm	Zunahme in mm
1	18.0	26.0	8.0
2	17.0	25.5	8.5
3	17.5	26.0	8.5
4	20.0	28.5	8.5
5	17.0	25.5	8.5
6	18.0	26.0	8.0
7	17.0	27.5	10.5
8	17.5	28.0	10.5
Summa	142.0	213.0	71.0
Mittel	17.8	26.6	8.9

Luft.

No. der Keimlinge	Länge zu Beginn des Versuches in mm	Länge nach 24 Stunden in mm	Zunahme in mm
1	18.0	36.5	18.5
2	17.0	34.5	17.0
3	19.0	38.5	19.5
4	16.0	33.5	17.5
5	16.0	35.5	19.5
6	20.0	38.5	18.5
7	17.5	35.5	17.5
8	20.0	40.0	20.5
Summa	143.5	291.5	148.0
Mittel	17.9	36.4	18.5

Tabelle III.

25% CO.

No. der Keimlinge	Länge zu Beginn des Versuches in mm	Länge nach 24 Stunden in mm	Zunahme in mm
1	9.0	16.5	7.5
2	11.0	17.5	6.5
3	8.5	15.0	6.5
4	9.5	17.5	8.0
5	10.0	18.0	8.0
6	8.0	14.5	6.5
7	8.5	14.0	5.0
8	10.5	17.5	7.0
Summa	75.0	130.5	55.5
Mittel	9.4	16.3	6.8

Luft.

No. der Keimlinge	Länge zu Beginn des Versuches in mm	Länge nach 24 Stunden in mm	Zunahme in mm
1	8.5	21.0	12.5
2	9.5	19.5	10.0
3	10.5	24.5	14.0
4	9.0	20.0	11.0
5	8.0	20.5	12.5
6	10.0	20.5	10.5
7	8.0	21.0	13.0
8	9.5	22.0	12.5
Summa	73.0	169.0	96.0
Mittel	9.1	21.1	12.0

Tabelle IV.

10% CO.

No. der Keimlinge	Länge zu Beginn des Versuches in mm	Länge nach 24 Stunden in mm	Zunahme in mm
1	10.5	26.5	16.0
2	10.0	24.5	14.5
3	8.0	24.0	16.0
4	9.5	26.0	16.5
5	9.0	25.0	16.0
6	9.0	24.0	15.0
7	8.0	23.5	15.5
8	10.5	25.5	15.5
Summa	74.5	199.0	125.0
Mittel	9.3	24.9	15.6

Luft.

No. der Keimlinge	Länge zu Beginn des Versuches in mm	Länge nach 24 Stunden in mm	Zunahme in mm
1	10.0	29.0	19.0
2	9.0	27.5	18.5
3	9.0	31.0	22.0
4	8.0	31.0	23.0
5	10.0	31.0	21.0
6	11.0	32.5	21.5
7	10.0	33.0	23.0
8	10.0	29.0	19.0
Summa	77.0	244.0	167.0
Mittel	9.6	30.5	20.9

Tabelle V.

5% CO.

No. der Keimlinge	Länge zu Beginn des Versuches in mm	Länge nach 48 Stunden in mm	Zunahme in mm
1	10.5	27.0	16.5
2	11.0	28.0	17.0
3	9.0	24.0	15.0
4	12.0	36.0	18.0
5	12.0	36.0	18.0
6	12.5	29.5	17.0
7	9.0	24.0	15.0
8	9.0	26.0	17.0
Summa	85.0	218.5	133.5
Mittel	10.6	27.3	16.7

Luft.

No. der Keimlinge	Länge zu Beginn des Versuches in mm	Länge nach 48 Stunden in mm	Zunahme in mm
1	12.0	39.0	27.0
2	12.0	37.0	25.0
3	10.0	32.0	22.0
4	9.5	35.5	26.0
5	10.5	36.0	25.5
6	10.0	35.0	25.0
7	11.0	37.0	26.0
8	9.0	33.0	24.0
Summa	84.0	284.5	200.5
Mittel	10.5	35.6	25.1

Tabelle VI.

2% CO.

No. der Keimlinge	Länge zu Beginn des Versuches in mm	Länge nach 48 Stunden in mm	Zunahme in mm
1	12.0	34.0	22.0
2	12.0	37.0	25.0
3	9.5	29.0	19.5
4	10.0	29.0	19.0
5	12.5	38.0	25.5
6	11.5	30.5	19.0
7	10.0	33.0	23.0
8	9.0	30.0	21.0
Summa	86.5	260.5	174.0
Mittel	10.8	32.6	21.8

Luft.

No. der Keimlinge	Länge zu Beginn des Versuches in mm	Länge nach 48 Stunden in mm	Zunahme in mm
1	11.0	45.0	34.0
2	11.0	43.0	32.0
3	11.0	44.0	33.0
4	9.5	38.0	28.5
5	11.5	45.0	33.5
6	12.5	45.0	32.5
7	9.0	38.0	29.0
8	10.0	42.0	32.0
Summa	85.5	340.0	254.5
Mittel	10.7	42.5	31.8

Tabelle VII.

No. der Keimlinge	Kultur unter der Glocke in ½% CO							Kultur in Wasser			
	Länge zu Beginn des Versuches in mm	Länge nach 1 Tage in mm	Zunahme in mm	Länge nach 2 Tagen in mm	Zunahme in mm	Länge nach 3 Tagen in mm	Zunahme in mm	Länge nach 5 Tagen in mm	Zunahme in mm	Länge nach 7 Tagen in mm	Zunahme in mm
1	6.5	20.0	13.5	33.1	13.0	46.0	13.0	76.0	30.0	118.0	42.0
2	5.5	18.0	12.5	28.0	10.0	41.0	13.0	73.0	32.0	130.0	57.0
3	5.0	18.0	13.0	32.0	14.0	44.0	12.0	73.0	29.0	120.0	47.0
4	5.0	14.0	9.0	27.0	13.0	41.0	14.0	72.0	31.0	123.0	51.0
5	5.5	14.0	8.5	31.0	17.0	39.0	8.0	80.0	41.0	143.0	63.0
6	5.0	18.0	13.0	32.0	14.0	43.0	11.0	75.0	32.0	110.0	35.0
7	5.0	17.5	12.5	34.0	16.5	48.0	14.0	87.0	39.0	136.0	49.0
8	5.0	17.5	12.5	32.0	14.5	43.0	11.0	71.0	28.0	113.0	42.0
Summ.	42.5	137.0	94.5	249.0	112.0	345.0	36.0	607.0	262.0	993.0	386.0
Mittel	5.3	17.1	11.8	31.1	14.0	43.1	12.0	75.9	32.8	124.1	48.3
	Kultur unter der Glocke in Luft							Kultur in Wasser			
1	6.0	20.0	14.0	38.0	18.0	55.0	17.0	72.0	17.0	115.0	43.0
2	5.0	20.0	15.0	41.0	21.0	59.0	18.0	79.0	20.0	150.0	71.0
3	5.0	21.0	16.0	42.0	21.0	60.0	18.0	81.0	21.0	117.0	36.0
4	5.0	17.0	12.0	32.0	15.0	49.0	17.0	65.0	16.0	114.0	43.0
5	6.0	22.5	16.5	43.0	20.5	58.0	15.0	78.0	20.0	137.0	59.0
6	6.0	21.0	15.0	44.0	23.0	60.0	16.0	77.0	17.0	127.0	50.0
7	5.0	21.0	16.0	41.0	20.0	56.0	15.0	82.0	26.0	130.0	48.0
8	5.0	18.0	13.0	33.0	15.0	50.0	17.0	76.0	26.0	125.0	49.0
Summ.	43.0	160.5	117.5	314.0	153.5	447.0	133.0	610.0	163.0	1015.0	405.0
Mittel	5.4	20.1	14.7	39.3	19.2	55.9	16.6	76.3	20.4	126.9	50.6

scheinung dadurch erklären muß, daß der Organismus bis zu einem gewissen Grade erlittene Hemmungen wieder auszugleichen sucht, muß ich dahingestellt sein lassen.

Eine weitere Eigentümlichkeit zeigt der

Versuch Ic. Bei diesem wurden die Objekte 3 Tage lang in der Kohlenoyyd- bezw. Luftatmosphäre unter der Glocke gehalten, und zwar zum Unterschiede von den beiden vorigen Versuchen, ohne in dieser Zeit die Atmosphäre zu erneuern, und ohne für die Feuchthaltung zu sorgen durch die oben erwähnten Vorsichtsmaßregeln, wie Umgeben der Kotyledonen mit feuchter Watte und das Eintauchen der Objekte in Wasser beim Gaswechsel. Wie sich aus Versuchen, die hier nicht weiter mitgeteilt sind, ergab, macht sich unter solchen Verhältnissen sehr bald der Feuchtigkeitsmangel geltend, nämlich dadurch, daß das Wachstum mit der Zeit immer geringer wird, so daß am dritten Tage fast gar keine Längenzunahme mehr zu konstatieren ist. Diese Schädigung wirkt auch noch nach, wenn die Objekte nach drei Tagen in die Wasserkulturen gesetzt werden, da dann das Wachstum erst ganz allmählich wieder aufgenommen wird. Wie nun aus den Zahlen der Tabelle Ic hervorgeht, zeigt sich hierbei ein interessanter Unterschied zwischen den Kohlenoxyd- und Luftkeimlingen. Die Luftkeimlinge sind durch den dreitägigen Aufenthalt unter der Glocke derartig alteriert, daß sie nach Überführung in die Wasserkulturen das Wachstum am ersten Tage überhaupt noch nicht und in den folgenden Tagen erst in ganz geringem Maße wieder aufnehmen können. Vollständig erholen sie sich innerhalb der Versuchszeit überhaupt nicht; bei zwei Exemplaren ist das Leben sogar ganz erloschen. Die Kohlenoxydkeimlinge dagegen zeigen schon am ersten Tage der Wasserkultur ein wenn auch geringes Wachstum und erholen sich in den nächsten Tagen fast völlig. Diese Erscheinung ist nun entweder so zu deuten, daß man den unter dem Einfluß des Kohlenoxyds stehenden Pflanzen eine verringerte Empfindlichkeit gegen Wassermangel zuschreibt, oder daß sie infolge der durch das Kohlenoxyd harabgesetzten Lebenstätigkeit weniger Feuchtigkeit gebrauchen, und deshalb auf einen Mangel daran weniger reagieren. Abgesehen davon liegt aber auch die Annahme nicht allzufern, daß dies dieselbe Erscheinung wie im vorigen Versuche ist, daß nämlich die Pflanze nach einem Aufenthalt in Kohlenoxyd die Lebenstätigkeit mit um so größerer Energie wieder aufnimmt, und deshalb entgegengesetzte Hindernisse leichter zu überwinden vermag.

Wenden wir uns nun zur

2. Versuchsreihe.

Hier sollte gezeigt werden, bis zu welchem niedrigsten Kohlenoxydgehalt der umgebenden Atmosphäre die Versuchsobjekte noch eine Reaktion zeigen. Es wurden deshalb eine Reihe von Versuchen (II—VI) angesetzt, in denen der Kohlenoxydgehalt stufenweise reduziert wurde. In den Versuchen II mit 50 %, III mit 25 %, IV mit 10 % Kohlenoxyd wurden die Objekte einen Tag

der betreffenden Atmosphäre ausgesetzt und in V mit 5 % und VI mit 2 % zwei Tage, um die bei abnehmender Konzentration natürlich immer geringer werdende Wirkung durch längere Versuchsdauer wieder mehr hervortreten zu lassen. Auch bei diesen Versuchen wurde das Gas nicht erneuert. Aus den Tabellen II—VI, in denen die Ergebnisse zusammengestellt sind, geht hervor, daß bis zu 2 % noch eine deutliche Reaktion vorhanden ist. Um nun noch weiter in der Konzentration des Kohlenoxyds heruntergehen zu können wurde die

3. Versuchsreihe

angesetzt. Hier wurden, da von vornherein nur sehr geringe Unterschiede zu erwarten waren und deshalb alle auch noch so kleinen störenden Faktoren umso mehr geeignet waren, das Resultat zu trüben, wieder alle oben besprochenen Maßregeln angewendet, nämlich alle 12 Stunden das Gas zu erneuern, dabei die Objekte in Wasser zu tauchen und mit feuchter Watte zu umgeben. In Versuch VII wurden die Objekte drei Tage lang einer Atmosphäre mit einem $^1/_2$%igen Kohlenoxydgehalt ausgesetzt und alle 24 Stunden gemessen. Darauf wurden sie noch einige Tage in Wasser weiterkultiviert, um festzustellen, wie sich bei diesem geringen Kohlenoxydgehalt die Nachwirkungen geltend machten. Das Resultat war, wie Tabelle VII zeigt, daß auch hier noch die hemmende Wirkung des Kohlenoxyds zu Tage tritt. Am ersten Tage ist der Unterschied zwischen den Kohlenoxyd- und Luftkeimlingen noch sehr gering (17.1 zu 20.1); am zweiten Tage aber (31.1 zu 39.5), und erst recht am dritten Tage (43.1 zu 55.9) ist die Wirkung nicht mehr zu verkennen. Schädliche Nachwirkungen zeigen sich nicht mehr, vielmehr tritt sofort das Bestreben hervor, die erlittene Hemmung wieder auszugleichen. Dies ist schon am zweiten Tage der Wasserkultur erreicht, bis zu dem die Kohlenoxydkeimlinge um 32.8 mm zugenommen haben, die Luftkeimlinge dagegen nur um 20.4 mm.

Die Ergebnisse

der Versuche über die Kohlenoxydwirkung auf die Lupinenkeimlinge waren also kurz folgende:

1) Das Kohlenoxyd zeigte schädigende Eigenschaften, die sich in einer Herabsetzung der Wachstumsintensität äußerten.
2) Schädigende Nachwirkungen zeigten sich nur bei hoher Konzentration des Kohlenoxyds und langer Versuchsdauer.
3) Die Schädigung war nachweisbar bis zu $^1/_2$ % Kohlenoxyd.
4) Nach der Entfernung des Kohlenoxyds suchte die Pflanze die erlittene Hemmung durch beschleunigtes Wachstum wieder auszugleichen.
5) Unter dem Einfluß des Kohlenoxyds zeigte sich eine erhöhte Widerstandsfähigkeit gegen Trockenheit.

Sporenkeimung und Hyphenwachstum von Pilzen.

Im Gegensatz zu den Phanerogamen, über die, wie oben gezeigt, eine immerhin nicht geringe Anzahl von Arbeiten über ihre

Reaktion gegen das Kohlenoxyd vorliegt, sind in dieser Hinsicht die Kryptogamen bis jetzt nur sehr wenig berücksichtigt.

Frankland[1]) hat im Jahre 1889 eine Arbeit veröffentlicht, in der er neben verschiedenen anderen Gasen auch das Kohlenoxyd behandelt, und zwar in Hinsicht auf seine Wirkung auf Bakterien. Er operierte mit drei verschiedenen Arten: Bacillus pyocyaneus, Choleraspirillen und Finkler'schen Spirillen. Es stellte sich dabei heraus, daß die Entwicklung von Bacillus pyocyaneus durch reines Kohlenoxyd vollständig aufgehalten wurde, aber nach seiner Überführung in Luft wieder ganz normal verlief. Die beiden anderen Arten wurden in ihrer Entwicklung zwar nicht ganz aufgehalten, aber doch sehr beeinträchtigt und schienen auch nach Zuführung von Luft noch sehr unter den Folgen der Kohlenoxydeinwirkung zu leiden.

Richards und Mac Dougal haben im Anschluß an ihre Untersuchungen über die Phanerogamen auch noch einige Moose untersucht und fanden, daß diese sich viel weniger empfindlich als jene gegen das Kohlenoxyd zeigten. Formen wie *Catherinea angustata, Dicranella heterophylla* und *Physcomitrium turbinatum* wurden über drei Monate im Kohlenoxyd gehalten und entwickelten trotzdem neue Blätter, in zwei Fällen sogar Sporophyten. Immerhin konnten auch hier bei eingehender Untersuchung Schädigungen festgestellt werden, die sich besonders bei den älteren Blättern zeigten und in einer Affizierung des Zellinhaltes und der Chloroplasten bestanden. Etwas empfindlicher zeigte sich *Mnium undulatum.* Hier wurde nach dreiwöchentlicher Einwirkung von 80 % Kohlenoxyd festgestellt, daß ungefähr der fünfte Teil der Blattzellen tot waren und überall die Chloroplasten sowohl der Zahl, als auch der Größe nach geringer waren. Auch eine *Nitella* wurde untersucht. Die Wirkung von 80 % Kohlenoxyd zeigte sich im Verblassen der grünen Farbe und Verdickung des Protoplasmas.

Da somit nach dem vorliegenden Material eine Entscheidung über die Frage, ob das Kohlenoxyd auf alle niederen Pflanzen schädlich wirke, und ob sich diese Schädigung überall in derselben Weise äußere, noch nicht möglich ist, vielmehr erst noch weitere Untersuchungen erfordert, so wurden von mir in dieser Richtung Versuche angestellt, und zwar zunächst mit Pilzen. Es standen mir hierfür zur Verfügung *Mucor stolonifer, Mucor Mucedo, Botrytis cinerea, Penicillium glaucum* und *Aspergillus niger.* Diese wurden als Reinkulturen in Petrischalen gezogen auf Nährgelatine, die zusammengesetzt war aus 50 Gewichtsteilen Gelatine, 500 Wasser und 450 Pasteur'scher Nährlösung (838 g Wasser, 150 g Kandiszucker, 10 g Ammoniumtartrat, 0.2 g Magnesiumsulfat, 0.2 g Kalciumphosphat, 2 g saures Kaliumphosphat auf 1000 g). Von Zeit zu Zeit wurden die Kulturen frisch angesetzt, so daß für die Versuche immer junge, kräftige Objekte vorhanden waren. Die Versuche wurden teils mikroskopisch, teils makroskopisch aus-

[1]) Frankland, F., Über den Einfluß der Kohlensäure und anderer Gase auf die Entwicklungsfähigkeit der Mikroorganismen. (Zeitschrift für Hygiene. Bd. 6. 1889.)

geführt. Was die Methode anbetrifft, so sei zunächst für den mikroskopischen Teil folgendes bemerkt:

Die Untersuchungen wurden derart ausgeführt, daß das Untersuchungsobjekt sich im hängenden Tropfen in einer feuchten Gaskammer befand, die auf dem Objekttisch des Mikroskops befestigt war, und daß dann ein konstanter Gasstrom hindurchgeleitet wurde. Die Gaskammer bestand aus einem Messingrahmen mit je einem Ansatzrohr zu beiden Seiten und einem Boden aus Glas. Der Deckel, den man abschrauben konnte, war ebenfalls aus Messing und trug über einer Öffnung in der Mitte ein sorgfältig aufgekittetes Deckglas. Zwischen Rahmen und Deckel war ein Lederring eingefügt, der beim Zuschrauben die Gaskammer vollständig luftdicht abschloß. Vor jedem Versuch wurde die Dichtigkeit genau kontrolliert. Die Befestigung der Gaskammern an dem Objekttisch des Mikroskops geschah durch je eine Klammer an den beiden Seiten. Das verwendete Mikroskop war ein Seibert'sches, und zwar wurde zur Beobachtung Objektiv III und Okular I gebraucht. Zu jedem Versuch wurden drei solcher Mikroskope mit Gaskammern durch Gummischläuche hintereinander geschaltet und ebenso drei für die Luftkontrolle. Die Beschickung der Gaskammern mit Sporenmaterial geschah in der Weise, daß zunächst die Sporen mittels einer sterilen Platinöse aus der Petrischale in ein mit Pasteur'scher Nährlösung gefülltes Embryoschälchen gebracht und dort tüchtig herumgerührt wurden, damit sie sich gleichmäßig verteilten. Dann wurde der Boden der Gaskammer mit Pasteur'scher Nährlösung gefüllt und auch ein Tropfen davon auf den umgekehrten Deckel gebracht. Darauf wurde aus dem Embryoschälchen in diesen Tropfen übergeimpft und der Deckel fest aufgeschraubt. Auf diese Weise wurde es erreicht, daß die Sporen gleichmäßig verstreut und nicht in zu großer Anzahl vorhanden waren. Nachdem alle drei Mikroskope in dieser Weise hergerichtet waren, wurde das erste mit dem Gasometer verbunden. In diesem stand das Gas unter Druck und wurde so nach dem Öffnen des Hahnes durch die drei Gaskammern durchgedrückt. Zwischen Gasometer und dem ersten Mikroskop war zunächst zur Absorption etwaiger Kohlensäure eine Waschflasche mit Kalilauge geschaltet, dann zur Kontrolle eine mit klarer Barytlauge und schließlich zur Feuchthaltung des Gasstromes eine solche mit Wasser. An den in diesen Flaschen aufsteigenden Gasblasen ließ sich die Geschwindigkeit des Gasstromes leicht kontrollieren und dann durch Klemmschrauben entsprechend regulieren. Um den Wasserstand in dem oberen Behälter des Gasometers immer auf derselben Höhe zu erhalten, ohne fortwährend nachgießen zu müssen, war darüber eine Flasche mit Wasser umgekehrt angebracht. Von zwei Glasröhren, die den Gummistopfen dieser Flasche durchbohrten, reichte die eine bis annähernd an den Boden der Flasche und mit dem anderen Ende nur eben bis unter die Wasserfläche des Behälters, die andere dagegen tief in das Wasser hinein, aber nur ein kurzes Stück in die Flasche. Wenn nun der Wasserstand bis unter die Öffnung der ersten Röhre sank, strömte aus der zweiten solange

Wasser in den Behälter, bis die Öffnung der ersten Röhre wieder verschlossen war. Wenn der Gasstrom die letzte Gaskammer passiert hatte, wurde er unter den Abzug geleitet. Die Luftkontrollversuche wurden in genau derselben Weise ausgeführt. Auch bei ihnen wurde die Luft von dem Gasometer aus durch die Gaskammern gedrückt und ebenfalls für Absorption der Kohlensäure und Feuchthaltung des Luftstromes gesorgt. Was weiter die Anordnung für die makroskopischen Versuche anbetrifft, so war sie folgende:

Ein Erlenmeyer-Kolben von 300 ccm Volumen war mit einem doppelt durchbohrten Gummistopfen versehen. Von zwei Glasröhren, die hindurchgesteckt waren, reichte die eine nur wenig bis unter den Stopfen, die andere dagegen bis ungefähr auf 2 cm an den Boden des Kolbens. Über dem Stopfen waren beide rechtwinklig abgebogen und trugen kurze mit je einer Klemmschraube versehene Gummischlauchstücke. Die längere Röhre trug an dem freien Ende dieses Schlauchstückes noch ein mit Watte verstopftes, kurzes Stück Glasrohr. Für den Versuch wurde nun der Kolben zunächst mit Nährgelatine beschickt, dann der Gummistopfen mit den Röhren fest aufgesetzt und so im Dampfkasten eine halbe Stunde lang sterilisiert. Es war dabei die Klemmschraube an dem freien Gummischlauch fest geschlossen, die andere dagegen geöffnet. Auf diese Weise konnte, wenn der Kolben nach der Sterilisation aus dem Dampfkasten herausgenommen wurde, beim Abkühlen ungehindert von außen Luft zuströmen, ohne daß man eine Infektion hätte befürchten müssen. Denn die Luft mußte ja immer das als Bakterienfilter funktionierende Watteröhrchen passieren. Wenn dann die Gelatine genügend erhärtet war, wurde die Mitte geimpft. Es wurde hierbei der Kolben umgekehrt und der Gummistopfen nur soweit gelüftet, daß man eben die Platinnadel hindurchstecken konnte. Sofort wurde der Kolben wieder fest verschlossen. Darauf wurde das Gas eingeleitet, wobei natürlich die lange Röhre mit dem Gasometer verbunden war. Da sich an dieser das Watteröhrchen befand, war keine Infektion durch das einströmende Gas zu befürchten. An der Ausgangsöffnung war dies ja von selbst ausgeschlossen, da hier der Gasstrom von innen nach außen gerichtet war. Man mußte nur darauf achten, daß zuerst die Verbindung mit dem Gasometer geöffnet und erst dann, wenn im Kolben ein gewisser Überdruck vorhanden war, die Ausgangsöffnung, damit sofort eine Strömung nach außen stattfand. Beim Abstellen des Gasstromes mußte wieder darauf geachtet werden, daß zuerst die Klemmschraube an der Ausströmungsöffnung und erst dann die andere verschlossen wurde, damit am Ausgang immer der Innendruck überwog. Es zeigte sich im Verlauf der Versuche, daß durch diese Maßregeln tatsächlich eine vollständige Sterilerhaltung erreicht wurde. Um von einem etwaigen Lichteinfluß vollständig absehen zu können, wurden die Kolben während der Versuchszeit im Dunkelschrank aufbewahrt. Das Gas wurde alle 12 Stunden erneuert. Beim Einleiten mußte sowohl die Kohlenoxydmischung wie auch die

Luft bei den Kontrollversuchen immer erst zur Kohlensäureabsorption eine Waschflasche mit Kalilauge passieren.

Bei den Versuchen wurde sowohl der Kohlenoxydeinfluß auf die Keimung der Sporen, wie auch auf die Entwicklung der Hyphen beobachtet. Mit reinem Kohlenoxyd beginnend, wurde die Konzentration in der Reihe der Versuche stufenweise immer mehr herabgesetzt, bis so die Grenze der Wirksamkeit erreicht wurde. Bei den höheren Konzentrationen, bei denen die Wirkung in kurzer Zeit sichtbar wurde, wurde die mikroskopische Beobachtung angewandt, bei den niedrigen dagegen, bei denen der Versuch mehrere Tage ausgedehnt werden mußte, die makroskopische mittels der Kolbenkulturen. Denn bei längerer Versuchsdauer als einem Tage wuchsen die Hyphen besonders in der Luftkontrolle bald aus dem Gesichtsfelde heraus und bildeten andererseits dann auch ein derartiges Gewirr, daß eine Beobachtung einzelner Hyphen unmöglich wurde. Um exakte Vergleiche anstellen zu können, wurden die Beobachtungen möglichst zahlenmäßig festgelegt. Die Messungen wurden bei der mikroskopischen Untersuchung mittels des Seibert'schen Okularmikrometers vorgenommen und in μ angegeben. Bei der makroskopischen Methode geschah es in der Weise, daß der jedesmalige Radius des sich kreisförmig von der Impfstelle aus ausbreitenden Pilzrasens, ebenso wie seine Höhe mit einem Zirkel abgenommen und dann an einem Millimetermaßstab festgestellt wurde.

Da die Keimung der Sporen nie zu gleicher Zeit bei allen Individuen desselben Kulturtropfens einsetzt, sondern sich vielmehr immer über einen längeren Zeitraum erstreckt, so wurden jedesmal die Zeiten gemessen, nach welcher die ersten und nach welcher die letzten auskeimten. Sobald die ersten ausgekeimt waren, wurde der Wachstumsverlauf genau verfolgt und die jeweiligen Längen gemessen. Bei den zu Tage tretenden Ungleichheiten im Wachstum, die sich schon aus der ungleichen Keimung ergeben, erschien es am geeignetsten, zur Vergleichung die in jedem Kulturtropfen sich ergebenden Maximallängen zu nehmen und diese genau zu messen.

Wir kommen nun zu den Versuchen selbst.

Mucor stolonifer.

Hierfür sei zunächst folgende Tabelle zur Übersicht vorausgeschickt:

	Zeit bis zum Beginn der Keimung in Stunden	Zeit bis zum Schluß der Keimung in Stunden	Länge der Hyphen von Beginn der Keimung an nach			
			4 Stdn. μ	8 Stdn. μ	12 Stdn. μ	24 Stdn. μ
90 % CO + 10 % O	5	15	17	58	96	115
Luftkontrolle	2½	4	380	800	1500	3920
80 % CO + 20 % O	4	10	96	192	270	538
Luftkontrolle	2	4	270	960	145	3500
50 % NO + 21 % O	3	4½	76	173	250	580
Luftkontrolle	2	3	230	760	1150	2308
25 % CO + 21 % O	3	5	123	288	404	960
Luftkontrolle	2½	3	173	770	1350	3800

Im einzelnen ist über die Versuchsergebnisse folgendes zu bemerken:

In 100% Kohlenoxyd wurde die Keimung vollständig verhindert. Der Versuch wurde 24 Stunden ausgedehnt. Nachdem sich während dieser Zeit keine gekeimten Sporen gezeigt hatten, wurde der Kohlenoxydstrom abgestellt und ein Luftstrom durch die Gaskammern geleitet. Nach einer Stunde begann darauf die Keimung und verlief in ganz normaler Weise. Reines Kohlenoxyd hatte also auf die Sporen keinen zerstörenden, sondern nur einen hemmenden Einfluß.

In 90% Kohlenoxyd wurde die Keimung nur verzögert. Während nämlich in der Luftkontrolle, wie aus der Tabelle hervorgeht, die ersten Sporen 2½ Stunden und die letzten 4 Stunden nach Ansetzen der Kultur auskeimten, trat dies bei den Kohlenoxydsporen erst nach 5 und 15 Stunden ein. Da der sich durchweg bemerkbar machende Unterschied in dem Keimungsbeginn der einzelnen Sporen, der nach der Tabelle bei der Luftkontrolle 1½ Stunden im Maximum beträgt, doch jedenfalls sowohl auf individuelle Veranlagung, als auch auf Unterschiede im Reifestadium zurückzuführen ist, so muß man sich danach auch die Vergrößerung dieses Unterschiedes unter dem Kohlenoxydeinfluß (10 Stunden) durch die je nach der individuellen Veranlagung und dem Reifestadium verschiedene Empfindlichkeit gegen Kohlenoxyd erklären. Die ausgekeimten Kohlenoxydhyphen zeigten nicht das normale Aussehen der Lufthyphen, sondern eigentümlich gekrümmte und verdickte Formen. Diese Verdickungen schwollen im Verlauf des Versuches zu immer dickeren Wülsten an. Das Längenwachstum war äußerst träge. Während in dem Luftkontrollversuche 4 Stunden nach Beginn der Keimung Hyphen von 380 μ Länge vorhanden waren, maßen die längsten im Kohlenoxydversuche 4 Stunden nach dem Keimungsanfang erst 17 μ. Hierbei ist zu beachten, daß bei dieser Vergleichsart der Keimungsbeginn einer jeden einzelnen Kultur zum Anfang genommen ist, und daß deshalb der Unterschied noch augenfälliger werden würde, wenn man die seit dem für beide Kulturen gemeinsamen Zeitpunkt des Versuchsbeginnes erreichten Hyphenlängen vergleichen würde. Der weitere Verlauf des Wachstums geschah in derselben trägen Weise; nach 8 Stunden findet man im Kohlenoxyd die Maximalhyphenlänge zu 58 μ und nach 24 Stunden zu 115 μ, während die Lufthyphen bis zu 3920 μ gewachsen sind. Der Versuch wurde 72 Stunden lang ausgedehnt. Die Anschwellungen wurden immer stärker, aber ohne zu platzen. Das Längenwachstum gelangte in dieser Zeit bis zu 270 μ. Hierbei ist jedoch, um sich ein richtiges Bild von der Wirkung des Kohlenoxyds zu machen, immer zu bedenken, daß dies der Maximalwert ist, dem nur wenig andere sich nähern, während die meisten über 50—100 μ nicht hinausgekommen sind und einzelne sogar nur Sporenlänge aufweisen. Nach Ablauf dieser 72 Stunden wurde der Kohlenoxydstrom abgestellt und Luft durchgeleitet. Nach ungefähr einer Stunde sah man aus den Anschwellungen dünne, normale Hyphen hervorsprießen, die meist

seitlich, nicht an der Spitze hervortraten und fast immer zu mehreren aus einer Anschwellung. Sie wuchsen dann in ganz normaler Weise weiter.

In 80 % Kohlenoxyd begann die Keimung 2 Stunden später als in Luft und erstreckte sich über einen Zeitraum von 6 Stunden gegenüber 2 Stunden in Luft. Über den weiteren Verlauf ist Ähnliches zu sagen wie bei 90 %. Es bildeten sich Anschwellungen, die mit der Zeit immer typischer hervortraten. Das Längenwachstum war etwas lebhafter als dort. Nach 4 Stunden wurden im Kohlenoxyd 96 μ, und nach 24 Stunden 538 μ gemessen, während die Luftkontrolle entsprechende Längen von 270 μ und 3500 μ zeigte. Nach Einschalten eines Luftstromes wuchsen wieder wie bei 90 % normale Hyphen aus den Anschwellungen heraus.

In 50 % Kohlenoxyd keimten die ersten Sporen ungefähr 1 Stunde später aus als in Luft und die letzten ungefähr $1^1/_2$ Stunde später. Die Werte für das Längenwachstum sind, wie ein Blick auf die Tabelle lehrt, ungefähr dieselben wie bei 80 %. Wenn man aber in Betracht zieht, daß in diesem Versuche die Werte der Luftkontrolle geringer sind als dort, daß also die sonstigen Wachstumsbedingungen ungünstiger sein müssen, so wird man einsehen, daß die Kohlenoxydwirkung hier doch geringer ist als bei 80 %. Anschwellungen zeigten sich zunächst nicht mehr in der ausgeprägten Form wie bei den höheren Konzentrationen, doch waren die Hyphen immerhin noch bedeutend dicker als in der Luftkontrolle. Seitenzweige, die bei den beiden vorhergehenden Versuchen fast vollständig fehlten, setzten hier zwar an, wuchsen aber nicht weiter, sondern zeigten die Form von Stümpfen, an deren Ansatzstelle die Hyphe jedesmal einen Knick machte. Im weiteren Verlauf des Versuches zeigten sich dann auch noch Anschwellungen an der Hyphenspitze. Da die Hyphe aber danach wieder normal weiterwuchs, so beobachtete man diese Anschwellungen nachher immer in einem größeren Abstand von der Spitze. Sie rundeten sich auch oft zu Kugeln ab. Häufig waren mehrere solcher Kugeln an einer Hyphe und wenn sie dann dicht hintereinander lagen, so ergab sich das Bild einer Perlschnur. Nach 2tägiger Dauer wurde der Kohlenoxydstrom abgestellt und Luft durchgeleitet. Es zeigte sich dann, daß die Hyphen durch allmähliches Verjüngen in dünnere, normale Formen übergingen und so weiterwuchsen.

In 25 % Kohlenoxyd keimten die ersten Sporen $^1/_2$ Stunde und die letzten etwa 2 Stunden später als in Luft. Das Längenwachstum zeigte sich auch hier noch deutlich gehemmt. Nach 24 Stunden war im Kohlenoxyd eine Länge von 960 μ, in Luft eine solche von 3800 μ erreicht. Eine besondere Form zeigten die Hyphen zunächst nicht. Jedoch nach 24 Stunden konnte man an einigen Hyphen Andeutungen von Anschwellungen beobachten. Nach noch längerer Zeit sah man dann auch die oben besprochenen Kugel- und Perlschnurformen.

In 10 % Kohlenoxyd war eine Hemmung sowohl der Keimung als auch des Wachstums nicht mehr festzustellen. Dies gilt

wenigstens für die ersten 24 Stunden. Später war eine Beobachtung nicht mehr möglich, da die Hyphen aus dem Gesichtsfelde herausgewachsen waren.

Es wurde hiermit diese mikroskopische Versuchsanordnung aufgegeben und für die Erledigung der Frage nach der Grenze der Kohlenoxydwirkung zur makroskopischen Beobachtung mittels der Kulturen in den Erlenmeyer-Kolben übergegangen, die eine mehrtägige Versuchsdauer ermöglichte. Hierbei wurden in jedem Versuche für die Kohlenoxydkultur sowohl, als auch für die Kontrollkultur in Luft je 2 Kolben angesetzt, in deren übereinstimmendem Ergebnis die erwartete Zuverlässigkeit ihre Bestätigung fand. Auf diese Weise konnte nun nicht nur für 10 %, sondern auch noch für 5 % Kohlenoxyd eine hemmende Wirkung festgestellt werden. Die folgende Tabelle enthält die Zahlen für 5 %:

			1. Tag mm	2. Tag mm	3. Tag mm	4. Tag mm
5 % CO	1. Kolben	Radius	6	23	∞	∞
		Höhe	—	3	4.5	6.5
	2. Kolben	Radius	6	24	∞	∞
		Höhe	—	2	3.5	6.0

			1. Tag mm	2. Tag mm	3. Tag mm	4. Tag mm
Luft	1. Kolben	Radius	9	32	∞	∞
		Höhe	—	5.5	9	14
	2. Kolben	Radius	10	33	∞	∞
		Höhe	—	6	8	14

In dieser Tabelle bedeutet das Zeichen ∞, daß der Pilzrasen den Boden des Kolbens (mit einem Radius von 50 mm) vollständig überwachsen hatte, also seine Zunahme nicht mehr weiter gemessen werden konnte.

Bei weiterer Erniedrigung des Gehaltes an Kohlenoxyd ließen sich keine Unterschiede der Luftkontrolle gegenüber mehr feststellen. Man muß demnach bei 5 % die Grenze wenigstens der nach außen hin sichtbaren Wirkung des Kohlenoxyds auf *Mucor stolonifer* annehmen.

Mucor Mucedo.

Es zeigen sich hier in der Hauptsache dieselben Erscheinungen wie bei *M. stolonifer*. Es sei deshalb auf eine detaillierte Besprechung verzichtet und auf die folgenden Tabellen verwiesen.

Tabelle
der bei der mikroskopischen Beobachtung erhaltenen Werte.

	Zeit bis zum Beginn der Keimung in Stunden	Zeit bis zum Schluß der Keimung in Stunden	Länge der Hyphen von Beginn der Keimung an nach 4 Stdn. μ	8 Stdn. μ	12 Stdn. μ	24 Stdn. μ
90 % CO + 10 % O	20	12	57	84	123	270
Luftkontrolle	5	4	192	577	1020	1850
80 % CO + 20 % O	20	10	58	90	150	270
Luftkontrolle	6	3	238	520	980	1700
50 % CO + 21 % O	12	12	65	96	230	308
Luftkontrolle	6	4	150	308	777	1340
25 % CO + 21 % O	6	7	120	200	375	550
Luftkontrolle	5	4	200	350	777	1560

Tabelle
der bei der makroskopischen Beobachtung erhaltenen Werte.

			2. Tag mm	3. Tag mm
10 % CO	1. Kolben	Radius	5	14
		Höhe	0	12
	2. Kolben	Radius	6	12
		Höhe	0	9
Luft	1. Kolben	Radius	11	26
		Höhe	10	35
	2. Kolben	Radius	12	25
		Höhe	9	30
5 % CO	1. Kolben	Radius	10	21
		Höhe	2.5	19
	2. Kolben	Radius	11	21
		Höhe	3	19
Luft	1. Kolben	Radius	11	23
		Höhe	9	34
	2. Kolben	Radius	11	24
		Höhe	6	28

Als untere Grenze der Kohlenoxydwirkung ergibt sich hier ebenfalls 5 %. Besonders hervorzuheben ist noch, daß Anschwellungen nicht so häufig und in so ausgeprägter Form wie bei *Mucor stolonifer* auftraten und dann auch nur bei längerer Einwirkung hoher Konzentrationen wie 80 und 90 %.

Botrytis cinerea.

Tabelle
der bei der mikroskopischen Beobachtung erhaltenen Werte.

	Zeit bis zum Beginn der Keimung in Stunden	Zeit bis zum Schluß der Keimung in Stunden	Länge der Hyphen von Beginn der Keimung an nach 4 Stdn. μ	8 Stdn. μ	12 Stdn. μ	24 Stdn. μ
90 % CO + 10 % O	3	20	8	38	60	154
Luftkontrolle	2	4	115	384	692	1250
80 % CO + 20 % O	3	24	12	40	85	150
Luftkontrolle	$1^3/_4$	$3^1/_2$	57	230	365	950
50 % CO + 21 % O	4	15	17	38	60	115
Luftkontrolle	2	4	76	161	408	962
25 % CO + 21 % O	$3^1/_2$	6	27	77	170	384
Luftkontrolle	$2^1/_2$	4	77	269	432	800

Tabelle
der bei der makroskopischen Beobachtung erhaltenen Werte.

			2. Tag mm	3. Tag mm
10 % CO	1. Kolben	Radius	6	23
		Höhe	0	0
	2. Kolben	Radius	5	18
		Höhe	0	0
Luft	1. Kolben	Radius	9.5	28
		Höhe	0	3
	2. Kolben	Radius	11	30
		Höhe	0	4
5 % CO	1. Kolben	Radius	10	22
		Höhe	0	0
	2. Kolben	Radius	10	24
		Höhe	0	0
Luft	1. Kolben	Radius	12.5	30
		Höhe	0	4
	2. Kolben	Radius	11	29
		Höhe	0	3

Während bei weiterer Erniedrigung des Kohlenoxydgehaltes ein Unterschied in der Flächenausdehnung zwischen dem Mycelrasen im Kohlenoxyd und in der Luft nicht mehr zu bemerken war, machte sich der Einfluß des Kohlenoxyds auf die Höhenentwicklung noch weiter geltend. *Botrytis* zeichnet sich überhaupt dadurch aus, daß im auffallenden Gegensatz zu den Luftmycelien mit ihrem lockeren, wolligen Habitus das Mycel der Kohlenoxydkulturen sich der Unterlage dicht anschmiegt, man möchte sagen anpreßt. Diese Eigentümlichkeit konnte man noch bei 1 % Kohlenoxydgehalt beobachten, wobei die Höhe des Mycels nach 6 Tagen etwa 1—2 mm betrug, während das Luftmycel eine Höhe von 5—6 mm erreicht hatte. Bei noch niedrigerem Gehalt ließen sich keine Unterschiede mehr feststellen.

Deformationen in der Art, wie sie oben bei *Mucor* beschrieben wurden, zeigten sich bei *Botrytis* nicht, wohl aber fiel bei der mikroskopischen Beobachtung auf, daß bei den höheren Kohlenoxydkonzentrationen die Hyphen eigentümlich schlangenförmig gewunden waren. Es kam dies zwar schon stellenweise bei den Luftkulturen vor, zeigte sich aber unter der Einwirkung des Kohlenoxyds durchweg und weit ausgeprägter.

Penicillium glaucum.

Tabelle
der bei der mikroskopischen Beobachtung gefundenen Werte.

	Zeit bis zum Beginn der Keimung in Stunden	Zeit bis zum Schluß der Keimung in Stunden	Länge der Keimlinge von Beginn der Keimung an nach			
			4 Stdn. μ	8 Stdn. μ	12 Stdn. μ	24 Stdn. μ
80 % CO + 21 % O	20	24	8	23	35	78
Luftkontrolle	10	10	45	135	230	850
25 % CO + 21 % O	20	12	17	77	115	230
Luftkontrolle	8	8	50	120	200	770

Tabelle
der bei der makroskopischen Beobachtung gefundenen Werte.

			2. Tag mm	3. Tag mm	4. Tag mm
10 % CO	1. Kolben	Radius	2	3	6.5
	2. "	"	1	2.5	6
Luft	1. "	"	4	8	12
	2. "	"	3	6	10
5 % CO	1. "	"	2	4.5	5.5
	2. "	"	2	4	8
Luft	1. "	"	2	6	9.5
	2. "	"	2	6	11
2 % CO	1. "	"	2.5	4.5	11.5
	2. "	"	3	5	11
Luft	1. "	"	3	7.5	16
	2. "	"	2.5	8	18

Die Reaktionsgrenze wurde hier bei 2 % festgestellt. Deformationen wurden nicht beobachtet.

Aspergillus niger.

Tabelle
der bei der mikroskopischen Beobachtung gefundenen Werte.

	Zeit bis zum Beginn der Keimung in Stunden	Zeit bis zum Schluß der Keimung in Stunden	Länge der Hyphen von Beginn der Keimung an nach			
			4 Stdn. μ	8 Stdn. μ	12 Stdn. μ	24 Stdn. μ
50 % CO + 21 % O	30	12	15	23	30	46
Luftkontrolle	10	8	32	58	173	312
25 % CO + 21 % O	24	7	30	35	80	200
Luftkontrolle	8	8	38	60	100	380

Tabelle
der bei der makroskopischen Beobachtung gefundenen Werte.

			2. Tag mm	3. Tag mm	4. Tag mm
10 % CO	1. Kolben	Radius	1.5	4	5
	2. "	"	2	5	7
Luft	1. "	"	4	8	12
	2. "	"	3	7	11
5 % CO	1. "	"	4	5	6.5
	2. "	"	3	4	6
Luft	1. "	"	6	7.5	12.5
	2. "	"	5	7	12.0

Versuche, bei denen die Konzentration des Kohlenoxyds noch weiter herabgesetzt wurde, zeigten, daß die Reaktionsgrenze bei 1 % liegt. Nach 6 Tagen hatte der Pilzrasen in 1 % Kohlenoxyd einen Radius von 27 bezw. 30 mm, während die entsprechenden Radien in Luft 38 und 45 mm betrugen. Deformationen wurden bei den höheren Konzentrationen als knotenförmige Anschwellungen beobachtet.

Gemeinsam für alle fünf Arten ist noch zu sagen, daß auch die Bildung von Sporangien und Konidien in demselben Maße wie das Wachstum gehemmt wird. In 90 und 80 % Kohlenoxyd konnte sie während der Beobachtungszeit überhaupt nicht festgestellt werden.

Die Nachwirkungen des Kohlenoxyds zeigten sich überall als sehr gering. Nach höchstens einer Stunde nach Entfernung des Gases waren Schädigungen irgendwelcher Art nicht mehr festzustellen.

Dann sei noch ein Versuch mitgeteilt, bei dem von 10 Kolben je zwei mit Sporen einer der obigen 5 Pilzspezies geimpft und mit reinem Kohlenoxyd gefüllt wurden. Während 6 Wochen zeigten sich keine Spuren von Mycel. Als aber nach Ablauf dieser Zeit anstatt des Kohlenoxyds Luft in die Kolben geleitet wurde, sah man bald sich üppiges Mycel entwickeln. Es geht daraus hervor, daß auch bei längerer Versuchsdauer das Kohlenoxyd die Keimung der Sporen vollständig verhindert, aber nicht imstande ist, die Lebensfähigkeit derselben zu zerstören.

Über die erwähnten, unter dem Kohlenoxydeinfluß auftretenden Deformationen der Pilzhyphen ist noch zu sagen, daß derartige Erscheinungen mehrfach in der Literatur angegeben sind. So beobachtete sie Eschenhagen[1]) bei Konzentrationserhöhungen des Nährsubstrates und Lopriore[2]) unter der Einwirkung von Kohlen-

[1]) Eschenhagen, Über den Einfluß von Lösungen verschiedener Konzentration auf das Wachstum von Schimmelpilzen. Stolp 1889.

[2]) Lopriore, Über die Einwirkung der Kohlensäure auf das Protoplasma der lebenden Pflanzenzelle. (Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. XXVIII. 1895.)

säure. Sehr eingehend studiert wurde ihre Natur von Reinhardt[1]), der feststellte, daß sie auftraten bei Schwankungen in der Konzentration der Nährlösung, Temperaturschwankungen nnd bei Einwirkung chemischer Agentien. Pantanelli[2]) schließlich behandelte diese Frage ebenfalls gelegentlich der Untersuchungen von Explosionserscheinungen bei Zellen mit Spitzenwachstum wie Pollenschläuchen, Wurzelhaaren und Pilzhyphen. Er kommt dabei zu dem Resultat, daß eine passive Erweiterung der Spitze des fadenförmigen Elementes jedesmal nach einer, aus was immer für einer Ursache hervorgerufenen Hemmung des Wachstums eintritt. Danach haben wir es hier also nicht mit einer spezifischen Eigenschaft des Kohlenoxyds, sondern mit einer allgemeinen Reaktion des Pilzorganismus zu tun.

Die Ergebnisse dieser Untersuchungen können demnach in folgender Weise zusammengefaßt werden:

1. Das Kohlenoxyd wirkte auch auf Pilze schädigend.
2. Die Schädigung zeigte sich in einer Hemmung der Entwicklung (spez. der Sporenkeimung, des Hyphenwachstums und der Bildung von Fortpflanzungsorganen).
3. Die Nachwirkungen waren äußerst gering.
4. Die Grenze der Kohlenoxydwirkung lag nicht wesentlich höher als bei den Phanerogamen. Sie schwankte bei den untersuchten Arten zwischen 5 und 1 $^{0}/_{0}$.
5. Unter dem Einfluß des Kohlenoxyds traten bei einigen Formen Deformationen der Hyphen auf.

Versuche über Atmung.

In dem bisherigen Teil dieser Arbeit ist nur die Frage der Kohlenoxydwirkung an sich behandelt worden, wie sie äußerlich sichtbar wird und auf welche Pflanzengruppen sie sich erstreckt. Nun ist aber klar, daß diesen äußeren Erscheinungen Vorgänge im Innern des Protoplasten zu Grunde liegen müssen, und daß die Erforschung gerade dieser Vorgänge die bedeutend wichtigere Aufgabe der Physiologie ist, wenngleich sie die erstere zur Voraussetzung hat.

Um nun für die Behandlung dieser Frage, die bisher trotz ihrer Bedeutung noch gar keine Berücksichtigung gefunden hatte, die nötigen Grundlagen beizubringen, war es unerläßlich, zunächst über die einzelnen Funktionen der Pflanzen hinsichtlich ihrer Beeinflussung durch Kohlenoxyd Klarheit zu schaffen.

Unter diesem Gesichtspunkte wurden die vorliegenden Untersuchungen über die pflanzliche Atmung im Kohlenoxyd angestellt, und es soll nun im Folgenden darüber berichtet werden.

---

[1]) Reinhardt, Das Wachstum der Pilzhyphen. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXIII. 1892.)

[2]) Pantanelli, E., Contribuzioni a la meccanica dell' accrescimento. (Ann. di Bot. II. Roma 1905. Cit. bei Just, Bot. Jahresb. 1906).

Die Atmungsgröße wurde bestimmt durch die Menge der ausgeschiedenen Kohlensäure, und zwar unter Anwendung der Pettenkoferschen Versuchsanordnung, wie sie von Pfeffer[1]) für die pflanzliche Atmung modifiziert wurde. Da diese schon mehrfach ausführlich beschrieben worden ist, so kann sie hier als bekannt vorausgesetzt werden. Bemerken will ich jedoch, daß zur Titration der Barytlauge Oxalsäure verwandt wurde, deren Titer so hergestellt wurde, daß 1 ccm 0,001 g CO_2 entsprach. Das Gas wurde nicht durchgesaugt, sondern durchgedrückt aus den unter Druck stehenden Gasometern. Die Vorteile, welche dies Verfahren gegenüber dem Durchsaugen bietet, sind von Kolkwitz[2]) ausführlich dargelegt worden. In unserem Falle konnte außerdem dadurch, daß die Gasometer genau kalibriert waren, die Menge des herausgeleiteten Gases sehr bequem gemessen, und danach die Schnelligkeit des Gasstromes reguliert werden. Es wurden pro Stunde 3 Liter durchgedrückt. Das Aufnahmegefäß für die Versuchsobjekte wurde in einen Wasserbehälter gestellt, um die Temperatur während des Versuches annähernd konstant erhalten zu können. „Ein etwaiger Lichteinfluß wurde ganz ausgeschaltet durch Überdecken des Aufnahmegefäßes. Beim Gaswechsel wurde nicht evakuiert, sondern das neue Gas immer erst eine zeitlang durchgeleitet, bis das alte vollständigt verdrängt war.

Als Versuchsobjekte dienten Blütenblätter von *Rosa* und *Dahlia*, Knollen von *Solanum tuberosum*, Zwiebeln von *Allium Cepa*, gequollene Samen von *Pisum sativum* und *Brassica Napus*, sowie Keimlinge von *Lupinus albus*. Es waren also alle Wachstumsstadien vertreten. Von ruhenden Objekten waren es teils solche, die ihr Wachstum beendet hatten, teils solche, die neuem Wachstum entgegengingen, und von den wachsenden Objekten setzten die einen gerade damit ein, während die anderen sich im lebhaften Wachstum befanden. Ferner variierten die Versuchszeiten, indem sowohl kürzere als auch längere in Anwendung kamen.

1. Versuch *(Rosa)*.

Von frisch gepflückten, vollständig aufgeblühten Blumen wurden die Blätter vorsichtig abgezupft und 100 g abgewogen. Es wurden zwei Bestimmungen von je einer halben Stunde hintereinander in Luft ausgeführt, dann ebenso zwei zu je einer halben Stunde in einem Gemisch von 79% CO und 21% O, und darauf wieder eine halbstündige in Luft. Da der Gaswechsel ebenfalls eine halbe Stunde dauerte, so nahm der ganze Versuch 3½ Stunde in Anspruch. Wie aus dem folgenden Versuchsprotokoll hervorgeht, ergab sich weder ein direkter Einfluß des Kohlenoxyds noch eine Nachwirkung.

---

[1]) Pfeffer, Über intramolekulare Atmung. (Unters. a. d. bot. Inst. zu Tübingen. Bd. 1. 1881—85.)

[2]) Kolkwitz, Über den Einfluß des Lichtes auf d. Atmung d. niederen Pilze. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXXIII. 1899.)

	Zeit Uhr	Ausgeatmete Kohlensäure mg
Luft	3—3½ 3½—4	16.2 15.8
79 % CO + 21 % O	4½—5 5—5½	16.5 16.0
Luft	6—6½	15.5

2. Versuch *(Rosa)*.

Um einen etwaigen Einfluß auf die intramolekulare Atmung festzustellen, wurde jetzt statt des Gasgemisches reines Kohlenoxyd, und in einem Kontrollversuch reiner Wasserstoff verwendet.

	Zeit Uhr	Ausgeatmete Kohlensäure mg
Luft	10—10½ 10½—11	20.5 19.8
CO	11½—12 12—12½	10.6 11.0
Luft	1—1½	20.1

	Zeit Uhr	Ausgeatmete Kohlensäure mg
Luft	4—4½ 4½—5	19.9 19.0
H_2	5½—6 6—6½	9.4 8.9
Luft	7—7½	18.5

Da das Verhältnis zwischen intramolekularer und normaler Atmungsgröße in beiden Fällen 0.5 ist, so ergibt sich, daß auch die intramolekulare Atmung durch das Kohlenoxyd nicht beeinflußt wurde.

3.—4. Versuch *(Dahlia)*.

Diese Versuche wurden mit derselben Fragestellung und derselben Versuchsanordnung wie 1 und 2 angestellt und ergaben auch dasselbe Resultat.

	Zeit Uhr	Ausgeatm. Kohlensäure in mg
Luft	4—4½ 4½—5	17.5 17.4
79 % CO + 21 % O	6—6½ 6½—7	16.9 17.5
Luft	8—8½	16.5

	Zeit Uhr	Ausgeatm. Kohlensäure in mg
Luft	9½—10 10—10½	16.8 17.1
CO	11½—12 12—12½	8.1 7.3
Luft	1½—2	17.7

	Zeit Uhr	Ausgeatm. Kohlensäure in mg
Luft	5—5½ 5½—6	16.9 17.8
H_2	7—7½ 7½—8	9.6 8.8
Luft	9—9½	17.4

5.—6. Versuch *(Pisum sativum)*.

100 g trockene Samen wurden 24 Stunden in Wasser gelegt und dann für den Versuch verwendet. Die Versuchsanordnung war dieselbe wie bei den vorhergehenden Objekten. Das Resultat war wieder negativ.

	Zeit Uhr	Ausgeatm. Kohlensäure in mg
Luft	9—9½ 9½—10	15.8 15.2
79% CO + 21% O	11—11½ 12½—12	15.4 16.0
Luft	1—1½	16.1

	Zeit Uhr	Ausgeatm. Kohlensäure in mg
Luft	9—9½ 9½—10	14.8 15.9
CO	11—11½ 11½—12	12.2 12.3
Luft	1—1½	15.8

	Zeit Uhr	Ausgeatm. Kohlensäure in mg
Luft	5—5½ 5⅙—6	14.8 15.5
H_2	7—7½ 7½—8	12.1 12.8
Luft	9—9½	15.9

7.—8. Versuch *(Lupinus albus)*.

Die Samen wurden 24 Stunden in Wasser gelegt und dann in feuchten Sägespänen zum Auskeimen gebracht. Hatten sie eine Länge von ungefähr 1 cm erreicht, so wurden 50 g für den Versuch abgewogen. Die Versuchsanordnung blieb im übrigen dieselbe. Das Resultat war wieder negativ.

	Zeit Uhr	Ausgeatm. Kohlensäure in mg
Luft	2—2½ 2½—3	20.4 20.8
79% CO + 21% O	4—4½ 4½—5	20.7 21.0
Luft	6—6½	21.0

	Zeit Uhr	Ausgeatm. Kohlensäure in mg
Luft	9½—10 10—10½	19.2 18.9
CO	11½—12 12—12½	19.5 19.8
Luft	1½—2	19.9

	Zeit Uhr	Ausgeatm. Kohlensäure in mg
Luft	5—5½ 5½—6	21.5 21.4
H_2	7—7½ 7½—8	21.8 21.5
Luft	9—9½	22.4

9.—10. Versuch *(Solanum tuberosum)*.

Von Kartoffelknollen wurden möglichst kleine ausgesucht und davon 75 g für den Versuch abgewogen. Das Resultat war negativ.

	Zeit Uhr	Ausgeatm. Kohlensäure in mg
Luft	9—9½ 9½—10	4.2 3.9
79% CO + 21% O	11—11½ 11½—12	4.5 4.4
Luft	1—1½	3.6

	Zeit Uhr	Ausgeatm. Kohlensäure in mg
Luft	9—9½ 9½—10	4.5 4.8
CO	11—11½ 11½—12	4.7 4.5
Luft	1—1½	4.1

	Zeit Uhr	Ausgeatm. Kohlensäure in mg
Luft	4½—5 5—5½	4.2 4.5
H_2	6½—7 7—7½	4.9 5.1
Luft	8½—9	4.8

10.—11. Versuch *(Allium Cepa)*.

Möglichst kleine Zwiebeln wurden ausgesucht und 75 g für den Versuch abgewogen. Das Resultat war negativ.

	Zeit Uhr	Ausgeatm. Kohlensäure in mg
Luft	11—11½	2.8
	11½—12	3.2
75% CO + 21% O	1—1½	2.6
	1½—2	2.5
Luft	3—3½	3.0

	Zeit Uhr	Ausgeatm. Kohlensäure in mg
Luft	9—9½	2.1
	9½—10	2.4
CO	11—11½	2.5
	11½—12	2.8
Luft	1—1½	2.5

	Zeit Uhr	Ausgeatm. Kohlensäure in mg
Luft	5—5½	2.4
	5½—6	2.3
H_2	7—7½	2.4
	7½—8	2.5
Luft	9—9½	2.1

12. Versuch *(Brassica Napus)*.

In diesem Versuch wurden 50 g gequollene Samen in den Atmungsapparat gelegt und zuerst eine Stunde die Atmungsgröße in Luft, dann 24 Stunden lang in 79% Kohlenoxyd gemessen. Zum Vergleich wurde ein Kontrollversuch nur in Luft angestellt.

	Zeit Uhr	Ausgeatmete Kohlensäure in mg
Luft	9½—10½	7.8
79% CO + 21% O	10½—11½	8.1
	11½—12½	8.1
	12½—1½	8.1
	1½—2½	8.4
	2½—3½	8.4
	3½—4½	8.5
	4½—5½	8.7
	5½—6½	9.6
	6½—7½	9.6
	7½—8½	9.9
	8½—9½	9.9
	9½—10½	10.2
	10½—11½	10.5
	11½—12½	11.1
	12½—1½	12.0
	1½—2½	12.3
	2½—3½	12.6
	3½—4½	12.9
	4½—5½	13.5
	5½—6½	13.5
	6½—7½	13.5
	7½—8½	15.0
	8½—9½	15.6

	Zeit Uhr	Ausgeatmete Kohlensäure in mg
Luft	9½—10½	8.2
	10½—11½	8.7
	11½—12½	10.0
	12½—1½	10.0
	1½—2½	10.2
	2½—3½	11.2
	3½—4½	11.7
	4½—5½	12.5
	5½—6½	13.0
	6½—7½	14.0
	7½—8½	14.7
	8½—9½	15.5
	9½—10½	16.0
	10½—11½	17.2
	11½—12½	18.5
	12½—1½	20.5
	1½—2½	21.5
	2½—3½	24.5
	3½—4½	25.0
	4½—5½	27.5
	5½—6½	29.0
	6½—7½	32.2
	7½—8½	32.7
	8½—9½	34.0

Da während dieser 24stündigen Versuchsdauer die Keimung schon lebhaft einsetzte, so nimmt auch der Wert der Atmungsgröße im Verlauf des Versuches immer mehr zu. Dabei zeigt sich

nun, daß die Zunahme im Kohlenoxyd bei weitem hinter derjenigen in der Luftkontrolle zurückgeblieben ist. Man kann aber trotzdem hieraus keine direkte Schädigung der Atmungsfunktion folgern. Denn eine Untersuchung der Objekte nach Beendigung des Versuches ergab, daß bei den Kohlenoxydobjekten eben erst die Wurzelspitze hervorzubrechen begann, während die Wurzeln der Luftobjekte eine Länge von durchschnittlich 0,5 cm erreicht hatten. Es zeigte sich also nur die im ersten Teil dieser Arbeit behandelte Entwicklungshemmung durch das Kohlenoxyd und als Folge davon dann auch ein geringeres Anwachsen der Atmungsgröße. Hinsichtlich der Frage nach der direkten Wirkung des Kohlenoxyds auf die Atmung fiel also auch dieser Versuch negativ aus. Hiermit wurden dann diese Versuche eingestellt, da zur Genüge erwiesen zu sein schien, daß das Kohlenoxyd auf die Atmung nicht einwirkt.

Einwirkung des Kohlenoxyds auf Bewegungserscheinungen.

Über den Kohlenoxydeinfluß auf die Bewegungsfunktion der Pflanze liegt bereits eine Untersuchung vor, nämlich von Kabsch[1]). Dieser behandelt allerdings die Frage unter einem anderen Gesichtspunkte, nämlich in der Absicht, daraus für die Einsicht in die Natur der Bewegungserscheinungen und nicht, wie es hier geschieht, für die Erklärung der Kohlenoxydwirkung Gewinn zu ziehen. Immerhin lassen sich aber seine Ergebnisse ja auch unter diesem Gesichtspunkte verwerten.

Kabsch stellte Versuche an mit *Berberis* und *Oxalis* und fand dabei, daß die Fähigkeit der Staubfäden von *Berberis*, auf mechanischen Reiz zu reagieren, schon bei 20—25% Kohlenoxydgehalt ausgeschaltet, bei 60—70% aber derart beeinflußt wurde, daß sie die Reizbarkeit auch nach Überführung in Luft nicht wiedererlangten. Die Schlafbewegungen der Oxalisblätter wurden schon bei 30% Kohlenoxydgehalt vernichtet.

Im Gegensatz zu diesen von Kabsch untersuchten aitiogenen Bewegungen wurden von mir Untersuchungen angestellt an solchen autogener Natur, und zwar einerseits an Plasmabewegungen, andererseits an Cilienbewegungen.

Die Plasmabewegung wurde untersucht an Staubfadenhaaren von *Tradescantia virginica*, an Wurzelhaaren von *Trianaea bogotensis* und einer *Nitella*. Die Objekte befanden sich im hängenden Tropfen in einer Gaskammer. Die Versuchsanordnung war dabei genau dieselbe wie bei den Untersuchungen über die Keimung und das Wachstum der Pilze. Das verwendete Gasgemisch bestand aus 90% Kohlenoxyd und 10% Sauerstoff. Jeder Versuch dauerte 24 Stunden. Bei allen drei Objekten konnte innerhalb dieser Zeit weder eine Beschleunigung, noch eine Verlangsamung, oder gar Stillstand der Plasmaströmung beobachtet werden.

---

[1]) Kabsch, Über die Einwirkung verschiedener Gase und des luftverdünnten Raumes auf die Bewegungserscheinungen im Pflanzenreiche. (Bot. Zeitung. 1862.)

Die Cilienbewegung wurde untersucht an *Chlamydomonas* und *Haematococcus*. Versuchsanordnung und Zusammensetzung des Gases waren dieselben wie bei der Plasmabewegung. Während einer Beobachtungszeit von ungefähr 12 Stunden war keine Wirkung festzustellen. Die Algen befanden sich fortgesetzt in lebhafter Bewegung. Nach dieser Zeit mußte der Versuch abgebrochen werden, da sich die Objekte dann immer nach und nach am Rande des Kulturtropfens festsetzten. Dies war aber nicht eine Folge des Kohlenoxyds, wie aus der Übereinstimmung mit der Luftkontrolle hervorging.

Sind auch diese Versuche, deren Fortsetzung durch den notwendigen Abschluß dieser Arbeit verhindert wurde, nicht ausreichend, um die Frage nach der Einwirkung des Kohlenoxyds auf die Bewegungserscheinungen zu erledigen, so geht doch soviel daraus hervor, daß die primäre Ursache der in einer Entwicklungshemmung sichtbar werdenden Schädigung des Protoplasten durch das Kohlenoxyd nicht in einer Hemmung des plasmatischen Bewegungsvermögens zu suchen ist, und daß das Kohlenoxyd auf die aitiogenen und autogenen Bewegungen in verschiedener Weise einwirkt. Das letztere darf natürlich nur mit dem nötigen Vorbehalt verstanden werden, da einerseits die Versuche von Kabsch nicht nachgeprüft wurden, und andererseits das vorhandene Material zu einer vorbehaltlosen Verallgemeinerung noch nicht genügt. Das erstere findet seine Begründung darin, daß, wenn eine Schädigung der Bewegungsfunktion als primäre Ursache in Betracht kommen sollte, diese innerhalb der angewandten Versuchszeit sich hätte zeigen müssen. Denn durch die in den ersten Teilen dieser Arbeit mitgeteilten Untersuchungen ist festgestellt worden, daß innerhalb dieser Zeit eine Einwirkung auf den Protoplasten stattfindet. Dabei ist natürlich immer noch der Fall möglich, daß bei längerer Ausdehnung des Versuches sich noch eine Schädigung der Bewegung bemerkbar gemacht haben würde. Diese wäre denn so zu erklären, daß entweder neben der allgemeinen Wirkung, die sich in der Entwicklungshemmung äußert, auch noch eine Wirkung auf das Bewegungsvermögen vorhanden wäre, oder daß beide Schädigungen die Folgen wären einer im Innern des Protoplasten vorhandenen Kohlenoxydreaktion. Der Fall selbstverständlich, daß bei der durch längere Einwirkung des Kohlenoxyds eintretenden Desorganisation des Zellinhaltes, wie sie von Richards und Mac Dougal mitgeteilt wurde, auch die Plasmabewegung in Mitleidenschaft gezogen wird, fällt nicht unter diesen Gesichtspunkt.

Die Frage, wie die von Kabsch mitgeteilte Schädigung aitiogener Bewegung mit der allgemeinen Entwicklungshemmung zusammenhängt, kann hier nicht weiter behandelt werden, da sie nur durch entsprechende Versuche entschieden werden kann. Interessant ist aber jedenfalls, daß zwischen den beiden Bewegungsarten ein so wesentlicher Unterschied zu bestehen scheint. Es erinnert dies an die Erscheinung, daß bei dem Blatte von *Mimosa pudica* durch dauernde Erschütterung nur die mechanische Reizbarkeit ausgeschaltet wird, und daß diese bereits durch eine Tem-

peraturerniedrigung und eine Chloroformwirkung sistiert wird, durch welche die autonomen Bewegungen und die Tagesbewegungen nicht zum Stillstand gebracht werden.[1])

Allgemeines.

Aus den hier mitgeteilten, in der Literaturübersicht näher diskutierten Untersuchungen früherer Autoren und den im Anschluß hieran von mir ausgeführten läßt sich jetzt mit ziemlicher Sicherkeit die Folgerung ziehen, daß die schädigende Wirkung des Kohlenoxyds für alle Pflanzen in Betracht kommt, dies Gas also ganz allgemein als Pflanzengift anzusprechen ist. Dies schließt natürlich nicht aus, daß in Zukunft nicht auch noch einzelne Ausnahmen gefunden werden könnten. Denn wir wissen ja, daß die Giftempfindlichkeit der Pflanzen in gewissen Fällen eine spezifisch sehr verschiedene ist. So kommt *Penicillium* eine auffallende Widerstandsfähigkeit zu gegen die sonst so giftigen Kupfersalze, und andererseits übt das sonst indifferente Wasserstoffgas eine schädliche Wirkung aus auf *Pelomyxa palustris*[2]). Auch muß darauf hingewiesen werden, daß die Algen hinsichtlich ihrer Reaktion gegen das Kohlenoxyd noch fast gar keine Berücksichtigung gefunden haben. Aber daß diese insgesamt eine Ausnahme bilden sollten, ist nicht zu erwarten, da einerseits die nahe verwandten Pilze darauf reagieren, und andererseits auch die nahestehende *Nitella* nach den Untersuchungen von Richards und Mac Dougal durch Kohlenoxyd geschädigt wird.

Was die Symptome der Kohlenoxydvergiftung anbetrifft, so ergibt sich übereinstimmend aus allen Untersuchungen, daß wir in der Hemmung der Entwicklung die hauptsächlichste und durchgehend auftretende Wirkung des Kohlenoxyds zu sehen haben. Daneben zeigt sich dann noch bei den grünen Pflanzen eine Störung der Chlorophyllbildung, und in den von Kabsch untersuchten Fällen eine Sistierung von Variationsbewegungen. Hinsichtlich der näheren Details dieser Wirkungen ist zunächst die Frage zu erledigen, ob sie vielleicht darauf zurückzuführen sind, daß solche physiologischen Funktionen, denen die Beschaffung der nötigen Stoffe und Energie obliegt, schon hierin durch das Kohlenoxyd gestört werden, und dadurch dann erst der Protoplast in Mitleidenschaft gezogen wird, oder ob dieser direkt durch das Gas alteriert wird, woraus dann auch wieder indirekt Einwirkungen auf die Partialfunktionen resultieren würden. Hierbei kommt zunächst die Atmung in Betracht. Denn die Beschaffung des Sauerstoffs geschieht durch Vermittlung von sogenannten Sauerstoffüberträgern und in dem Falle, wo wir die Mechanik der Kohlenoxydwirkung genau kennen, nämlich auf das Blut der höheren Tiere, beruht diese auf der Verdrängung des Sauerstoffs aus einem solchen

---

[1]) Pfeffer, Pflanzenphysiologie. Bd. 2. 1904. p. 530.
[2]) Pfeffer, Pflanzenphysiologie. Bd. 2. 1904. p. 334 u. 335.

Überträger, nämlich dem Hämoglobin. Es war daher von vornherein die Annahme naheliegend, daß die physiologische Wirkung des Kohlenoxyds ganz allgemein in dieser Weise erfolge. Dies wurde aber durch meine oben mitgeteilten Versuche widerlegt. Denn innerhalb einer Zeit, in der eine Wirkung auf den Protoplasten durch die eintretende Entwicklungshemmung sichtbar wurde, war eine Veränderung der Atmung nicht festzustellen. Es kann daher die primäre Ursache der Schädigung nicht auf eine Störung der Atmungsfunktion zurückgeführt werden. Auch die Assimilation kann in dieser Hinsicht nicht in Betracht kommen. Denn einerseits zeigt sich die Schädigung sowohl bei grünen als auch bei nicht assimilierenden Pflanzen, und andererseits bei den grünen Pflanzen sowohl im Licht als auch im Dunkeln. Hierbei ist jedoch nichts über die Frage entschieden, ob die Assimilation überhaupt irgendwie beeinflußt wird. Denn wenn sie auch nicht als die primäre Ursache der Entwicklungshemmung angesehen werden kann, liegt doch noch immer die Möglichkeit vor, daß sie bei längerer Einwirkung schließlich doch noch in Mitleidenschaft gezogen wird, oder daß von vornherein neben der allgemeinen Wirkung der Entwicklungshemmung noch eine besondere auf die Assimilation stattfände. Diese letztere könnte dann allerdings nur sehr gering sein, da sonst bei den Versuchen mit grünen Pflanzen im Licht und im Dunkeln sich erhebliche Unterschiede zeigen müßten. Aus denselben Gründen fällt auch die Möglichkeit fort, die oben erwähnte Störung der Chlorophyllbildung als primäre Ursache anzunehmen. Auch die Möglichkeit, daß die Schädigung auf einer Behinderung der Nahrungsaufnahme beruhe, muß zurückgewiesen werden, da auch in den Fällen, wo diese gar nicht vorhanden ist, wie bei der Keimung und der Kultur von Keimlingen in feuchter Luft oder reinem Wasser, immer die Kohlenoxydwirkung eintrat. Die Wasseraufnahme kann schließlich ganz unberücksichtigt bleiben, da wir hier keine vermittelnden Vorgänge kennen, sondern sie direkt der Tätigkeit des Protoplasten zuschreiben müssen. Es ergibt sich also, daß das Kohlenoxyd direkt auf das Protoplasma wirkt und nicht erst auf dem Umwege über irgend welche Partialfunktionen.

Zu welcher Gruppe von Giften ist nun das Kohlenoxyd zu rechnen? Den vorliegenden Tatsachen am besten zu entsprechen scheint es mir, wenn man es als Anästhetikum anspricht, also mit dem Chloroform, Äther, Alkohol u. s. w. in eine Reihe stellt. Allerdings muß gleich dazu bemerkt werden, daß die vorhandenen Tatsachen zwar sehr gut mit dieser Einreihung vereinbar sind, ja sogar darauf hindeuten, daß sie aber keineswegs genügen, um diese Frage schon für erledigt halten zu können. Denn wenn wir das Charakteristische eines Anästhetikums in der Herabsetzung der Lebensintensität speziell in der Hemmung oder gar Sistierung des Bewegungsvermögens und des Wachstums sehen, so trifft das letztere für das Kohlenoxyd vollkommen zu, wie aus dem Vorhergehenden ja zur Genüge hervorgeht. Dagegen könnte das erstere schon Bedenken erregen. Denn wir haben gesehen, daß nur bei

einigen Variationsbewegungen durch Kohlenoxyd eine Sistierung eintritt, bei den Plasma- und Cilienbewegungen (soweit sie untersucht wurden) aber nicht. Dies kann jedoch einmal so erklärt werden, daß die einzelnen Sensibilitäten, worauf die Bewegungen beruhen, sowie auch die Vermögen hierzu spezifisch verschieden gegen ein Anästhetikum reagieren können. Hierfür bietet ja der schon erwähnte Fall ein Beispiel, daß nämlich bei der *Mimosa pudica* die mechanische Reizbarkeit durch eine Chloroformwirkung sistiert wird, bei der die Tagesbewegungen noch nicht zum Stillstand gebracht werden können. Außerdem ist aber auch das zu bedenken, daß das Kohlenoxyd ein schwächeres Anästhetikum ist als z. B. das Chloroform, so daß es schon deshalb auf die widerstandsfähigeren Sensibilitäten nicht mehr einwirken könnte. Denn auf jeden Fall muß man eine verschiedene Widerstandsfähigkeit bei diesen annehmen, da in dem eben angeführten Beispiel durch eine genügende Steigerung der Chloroformwirkung schließlich sämtliche Bewegungen sistiert werden können. Daß das Kohlenoxyd in der Tat schwächer als das Chloroform wirkt, geht daraus hervor, daß durch Chloroform eine bedeutendere Entwicklungshemmung eintritt als durch Kohlenoxyd. In ähnlicher Weise ließe sich auch das mit der Auffassung des Kohlenoxyds als eines Anästhetikums vereinbaren, daß es wenig oder gar nicht auf Assimilation und Atmung wirkt. Hinsichtlich der letzteren Funktion sei noch darauf hingewiesen, daß Bonnier und Mangin[1]) behaupten, die Anästhetika wirkten überhaupt nicht auf die Atmung, dagegen Elfving[2]), Johannsen[3]) und Morkowine[4]) eine Beschleunigung derselben festgestellt haben. Jedenfalls hängt diese letztere mit der mehrfach beobachteten Wachstumsbeschleunigung infolge des Anästhesierens zusammen. Hierzu würde sich dann auch beim Kohlenoxyd ein gewisses Analogon bieten, wenn wir die bei den Versuchen mit den Lupinenkeimlingen festgestellte Wachstumsbeschleunigung nach der Kohlenoxydwirkung zum Vergleich heranziehen. Wahrscheinlich wird ja auch mit dieser dann eine Beschleunigung der Atmung Hand in Hand gehen. Bestimmtes läßt sich jedoch über diese Fragen weiter nicht sagen, ihre Entscheidung muß vielmehr späteren Untersuchungen überlassen werden.

Etwas anderes sei hier aber noch zum Schluß erwähnt, das mit dem Vorstehenden insofern in Beziehung steht, als es dies in gewisser Weise noch unterstützt. Auch in der Tierphysiologie nämlich, die so lange die Ursache der Kohlenoxydvergiftung ausschließlich in seiner Verbindung mit dem Hämoglobin sah, mehren sich in neuerer Zeit die Stimmen, die darauf hinweisen, daß man

---

[1]) Bonnier, G. et Mangin, L., Recherches sur l'action chlorophyllienne séparée de la respiration. (Ann. d. sciences naturelles. 1886. VII. 3.)

[2]) Elfving, Oefversigt Finsk. Vet. Soc. Förh. 28. 1886. (cit. bei Jost, Vorl. üb. Pflanzenphysiologie.)

[3]) Johannsen, Äther- und Chloroformnarkose und deren Nachwirkung. (Bot. Centralblatt. Bd. 68. 1896.)

[5]) Morkowine, Recherches sur l'influence des anésthésiques sur la respiration des plantes. (Revue générale de botanique. T. 11. 1899.)

daneben noch eine direkte Wirkung auf jede lebende Zelle, und besonders auf die Nervenzellen, annehmen müsse. Auf die näheren Begründungen[1]) will ich hier nicht weiter eingehen, nur darauf hinweisen, daß in Hinsicht auf die jetzt doch ziemlich allgemein angenommene Gleichartigkeit des pflanzlichen und tierischen Protoplasmas dies Moment eine nicht geringe Beachtung verdient.

Vorstehende Untersuchungen wurden im pflanzenphysiologischen Institut der Universität Berlin ausgeführt. Dem Leiter desselben, Herrn Geh. Regierungsrat Prof. Dr. Kny, spreche ich für die mannigfache Anregung und Unterstützung meiner Arbeit meinen herzlichsten Dank aus. Ebenso bin ich den Assistenten Herrn Privatdozenten Dr. W. Magnus und Herrn Dr. W. Wächter für das meinen Untersuchungen gewidmete Interesse zu großem Danke verpflichtet.

[1]) Das Hauptsächlichste ist zu finden in:
Kobert, Lehrbuch der Intoxikationen. 2. Aufl. 1902.
Sachs, Die Kohlenoxydvergiftung. 1900.

